

SÉRIE A, N° 929
N° D'ORDRE
1752

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Raymond DESPAX

Préparateur à la Faculté des Sciences de Toulouse.

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude anatomique et biologique
des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement
de l'Euprocte des Pyrénées.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le **2 JUIN 1923** devant la Commission d'examen :

MM. RABAUD.....	Président.
COMBES.....	} Examinateurs.
JOLLEAUD.....	

TOULOUSE

IMPRIMERIE V^{te} BONNET

2, RUE ROMIGUÈRES, 2

—
1923

SÉRIE A, N° 929

N° D'ORDRE

1752

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Raymond DESPAX

Préparateur à la Faculté des Sciences de Toulouse.

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 2 JUIN 1923 devant la Commission d'examen :

MM. RABAUD	Président.
COMBES	} Examinateurs.
JOLLEAUD	

TOULOUSE

IMPRIMERIE V^o BONNET

2, RUE ROMIGUIÈRES, 2

1923

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

<i>Doyen</i>	M MOLLIARD, <i>Professeur</i> . Physiologie végétale.
<i>Doyen honoraire</i> . . .	P. APPELL.
	P. PUISEUX.
<i>Professeurs</i>	VÉLAIN.
<i>honoraires</i>	BOUSSINESQ.
	PRUVOT.
	Émile PICARD. Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	KœNIGS. Mécanique physique et expérimentale.
	GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER. Chimie organique.
	JOANNIS. Chimie (Enseignement P. C. N.)
	JANET Electrotechnique générale.
	WALLERANT. Minéralogie.
	ANDOYER. Astronomie
	PAINLEVÉ. Mécanique analytique et mécanique céleste.
	HAUG. Géologie.
	H. LE CHATELIER. . . Chimie générale.
	Gabriel BERTRAND. . Chimie biologique
	M ^{me} P. CURIE. Physique générale et radioactivité.
	CAULLERY. Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ. Chimie appliquée.
	G. URBAIN. Chimie minérale.
	Émile BOREL. Calcul des probabilités et Physique mathématique.
	MARCHIS. Aviation.
	Jean PERRIN. Chimie physique.
	ABRAHAM. Physique.
	CARTAN. Mécanique rationnelle.
	Cl. GUICHARD. Géométrie supérieure.
	LAPICQUE. Physiologie.
<i>Professeurs</i>	GENTIL. Géographie physique.
	VESSIOT. Théorie des groupes et calcul des variations.
	COTTON. Physique générale.
	DRACH. Application de l'analyse à la géométrie.
	C. FABRY. Physique.
	Charles PÉREZ. Zoologie.
	Léon BERTRAND. . . . Géologie appliquée et géologie régionale.
	DANGEARD. Botanique (Enseignement P. C. N.).
	LESPIEAU. Théories chimiques.
	LEDUC. Physique théorique et Physique céleste.
	MONTÉL. Mathématiques générales.
	MAURAIN. Physique du globe.
	WINTREBERT. Anatomie et physiologie comparée.
	N... Botanique.
	HÉROUARD Zoologie.
	Rémy PERRIER. Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	SAGNAC Physique théorique et physique céleste.
	RABAUD. Biologie expérimentale.
	PORTIER. Physiologie.
	BLAISE. Chimie organique.
	PÉCHARD. Chimie (Enseignement P. C. N.).
	AUGER. Chimie analytique.
	M. GUICHARD. Chimie minérale.
	GUILLET. Physique.
<i>Secrétaire</i>	Daniel TOMBECK.



A LA MÉMOIRE
DE MON AMI

CHARLES-JACQUES BRUNET

Agrégé de l'Université,
Sergent au 27^e bataillon de chasseurs alpins

MORT POUR LA PATRIE
LE 4 SEPTEMBRE 1914



Digitized by the Internet Archive
in 2026

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ANATOMIQUE
ET BIOLOGIQUE
DES
BATRACIENS URODÈLES DU GROUPE DES EUPROCTES
ET SPÉCIALEMENT DE
L'EUPROCTE DES PYRÉNÉES
TRITON (*EUPROCTUS*) *ASPER* DUGÈS

AVANT-PROPOS

« Je sais qu'on se figure que nos Reptiles et
« Batraciens sont bien connus. Certes, il n'est
« guère probable qu'on découvre encore des
« espèces nouvelles; mais il s'agit de mieux
« comprendre la distribution et la variation des
« formes représentées en France..... Car c'est
« une erreur de croire que ces animaux ont été
« suffisamment récoltés et étudiés : la distri-
« bution de beaucoup d'entre eux ne peut pas
« encore être fixée. Citons surtout nos quelques
« Lézards et Tritons,... Enfin, les mœurs offrent
« encore tant de problèmes dignes d'attention :
« la reproduction de deux singuliers Urodèles,
« le *Speleperpes fuscus* des Alpes-Maritimes et le
« *Molge (Euproctus) aspera* des Pyrénées, la
« néoténie chez les Tritons... Non, tout cela est
« loin d'être épuisé. »

G.-A. BOULENGER (1920).

Ces paroles du Maître de l'Herpétologie moderne ont été prononcées dans le discours qu'il adressa, le 24 février 1920, à la Société Zoologique de France, en qualité de Président d'honneur.

Elles expriment, avec une autorité incontestée et mieux que je n'eusse pu le faire moi-même, les convictions qui, en 1913, m'ont déterminé à entreprendre le travail que je termine aujourd'hui.

Préparateur pendant deux ans de la Chaire d'Herpétologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, mes fonctions ont orienté mes études vers le groupe zoologique auquel appartient l'animal objet principal de ces recherches.

Autre chose, par ailleurs, m'attirait : *Euproctus asper* DUGÈS

est un animal strictement pyrénéen et les Pyrénées, si proches de Toulouse, dont elles barrent l'horizon comme un mur crénelé, ont de tout temps appelé mes désirs.

Etudiant à la Faculté des Sciences de Toulouse, les courses annuelles dirigées par mes Maîtres, m'ont appris à mieux connaître ces montagnes. De jour en jour plus averti, j'y suis revenu bien des fois; les Pyrénées offrent au naturaliste, dans un cadre grandiose, souvent sévère, un admirable champ de recherches encore mal défriché.

Les innombrables lacs de la Chaîne, dans leur diversité, méritent une étude attentive, pleine de promesses pour ceux qui l'entreprendront. Contribuer à la connaissance de leur faune, préciser la distribution géographique et la biologie de leurs habitants m'a paru un but digne d'être poursuivi.

J'ai tenté cette étude à l'égard de l'un des animaux les plus caractéristiques de la faune lacustre pyrénéenne, l'un de ceux sur qui BOULENGER attire spécialement l'attention dans son discours.

Au cours de cette étude, il m'est apparu qu'elle ne pouvait se confiner étroitement dans le cadre pyrénéen; les parties consacrées à la distribution géographique de l'espèce et à son éthologie pouvaient seules se renfermer dans ce cadre; les parties réservées à l'étude anatomique ne pouvaient rester purement monographiques et devaient être traitées par comparaison avec les espèces affines extra-pyrénéennes, et cela est encore plus vrai en ce qui a trait à certaines questions biologiques.

Ainsi, tout en formant une contribution à l'étude de la faune pyrénéenne, ce travail peut être aussi envisagé comme une contribution à la connaissance de l'anatomie et de la biologie des Batraciens urodèles.

De ce travail, la partie systématique et une grande part de la bibliographie ont été faites au Muséum de Paris, dans le service de M. le professeur ROULE; à ce Maître qui, à Toulouse, a guidé mes premiers pas dans la carrière scientifique et qui, plus tard, m'avait appelé près de lui, à Paris, je dois de vifs et respectueux remerciements.

Non moins grande est ma dette de reconnaissance envers MM. les professeurs JAMMES et LÉCAILLON, dans les laboratoires de qui j'ai continué et, après la longue interruption de la guerre,

parachevé mon travail. J'ai trouvé, en particulier, à la Station de Pisciculture et d'Hydrobiologie, que dirige à Toulouse M. le professeur JAMMES, des ressources et des installations sans lesquelles il m'eût été impossible de mener à bien une grande partie de mes recherches.

M. le professeur RABAUD a bien voulu s'intéresser à mon étude, je lui dois de vifs remerciements pour ses bienveillantes critiques, elles m'ont conduit à réviser, sur certains points, des conclusions que j'avais d'abord basées sur des faits insuffisamment étudiés.

Je dois à l'obligeance de M. le Dr FAURE, chargé de cours à la Faculté de Médecine, d'avoir pu exécuter, au Laboratoire d'Histologie, les photomicrographies qui illustrent mon travail.

Grâce à la complaisance de M. le professeur PRUVOT, j'ai eu accès à la bibliothèque du Laboratoire de Banyuls-sur-Mer, où j'ai pu consulter des périodiques espagnols qu'il m'avait été impossible de trouver ailleurs.

M. le Comte PERRACA, de Turin, et M. le professeur GIGLIO-TOS, de Cagliari, m'ont généreusement procuré des extraits de périodiques italiens.

Autorisé par le Conseil de l'Université de Toulouse à séjourner, en août 1920, à l'Observatoire du Pic-du-Midi-de-Bigorre, j'y ai reçu un accueil très cordial, qui m'a grandement facilité mes recherches au lac d'Oncet; M. LATREILLE, météorologiste à l'Observatoire, a bien voulu me communiquer des renseignements intéressant mes études.

Mon collègue et ami H. GAUSSEN, chef de travaux de Botanique à la Faculté des Sciences de Toulouse, m'a accompagné dans de longues courses, c'est à lui que je dois d'avoir pu explorer de nombreux lacs dans la partie orientale de la Chaîne, en 1920, l'Andorre et la Cerdagne, en 1922.

Le concours de mes collègues de la Section des Pyrénées centrales du Club alpin français m'a rendu aisées certaines de mes courses en montagne.

Une aide semblable m'a été fort aimablement apporté par M. le Comte DE BONNAL, de Montgaillard, et par M. SOL, de Bagnères-de-Bigorre.

A ceux qui m'ont aidé dans mes recherches, je tiens à exprimer ici toute ma reconnaissance.

Enfin, je veux évoquer, à cette place, la mémoire de celui à

qui je dédie ce travail, en témoignage de l'amitié qui nous liait. Mon ami Charles-Jacques BRUNET, agrégé de sciences naturelles à vingt-deux ans, fut le compagnon de mes courses dans les Pyrénées espagnoles, montagnard et naturaliste né, sa collaboration me fut infiniment précieuse. La guerre le trouva sergent au 27^e bataillon de chasseurs alpins et, le 4 septembre 1914, il donnait sa vie pour la France. Peu de personnes ont su quelle haute valeur se cachait sous des dehors méditatifs et timides. Ceux qui l'ont intimement connu peuvent seuls apprécier l'éten-due de la perte causée par sa mort glorieuse.

INTRODUCTION

I. Questions de nomenclature.

Au seuil de cette étude, il me paraît utile de justifier les termes mêmes de mon titre, pour me défendre contre le reproche éventuel d'ignorer les règles de la nomenclature ou de les outrepasser sciemment, par amour exagéré de l'archaïsme.

J'emploie, en effet, pour désigner les animaux objets de cette étude, le terme générique de *Triton* abandonné aujourd'hui par la majorité des auteurs.

Le terme *Triton* a été employé par LAURENTI (1768, p. 37) pour désigner génériquement les Urodèles à queue aplatie et à vie plus ou moins aquatique. Du langage scientifique, ce terme est passé dans la langue vulgaire et personne n'hésitera à dire : le Triton à crête, le Triton des Pyrénées.

Toutefois, dès 1819, RAFINESQUE propose de remplacer *Triton* par *Triturus*, tandis que MERREM (1820) met en avant le terme *Molge*.

Ces deux auteurs se basent, pour ce faire, sur ce que *Triton* avait été déjà employé par LINNÉ (1758) dans un tout autre sens que celui donné par LAURENTI à ce mot, dix ans plus tard.

Cependant GRAY (1850), DUMERIL (1854), continuent à employer

Triton, tout en connaissant les vocables qu'on lui voulait substituer.

Actuellement, la plupart des auteurs, visiblement désireux de se conformer aux lois de la priorité, évitent l'emploi de *Triton* et lui préfèrent *Triturus* ou *Molge*, ou bien encore l'un des nombreux termes génériques provenant du démembrement exagéré du groupe primitif de *Triton*. BOULENGER, l'éminent herpétologiste du British Museum, adopte *Molge* dans son Catalogue (1882) et le conserve dans son récent ouvrage « Les Batraciens et particulièrement ceux d'Europe » (1910).

Mais quelques auteurs modernes persistent encore à se servir du terme *Triton*, on peut citer VAILLANT (1895), WOLTERSTOREF (1900), SCHREIBER (1912). L'accord n'est donc pas réalisé sur le nom générique qu'il convient d'appliquer à ce groupe d'Urodèles, il est loisible d'intervenir au débat et d'y prendre position.

A priori, on peut estimer souhaitable la conservation du terme *Triton* qui a obtenu droit de cité dans le langage courant et qui, en outre, dans la langue scientifique, a été employé pour la formation de nouveaux noms de genres, tels que *Pachytriton*, *Tylo-triton*, dont il fait ressortir les affinités.

Ce désir de conserver des noms depuis longtemps usités et d'éviter la confusion qu'entraîne leur changement ⁽¹⁾, a inspiré la circulaire envoyée, en 1912, par la Société Zoologique allemande aux diverses sociétés zoologiques, peu avant le Congrès de Monaco ⁽²⁾.

On y proposait d'apporter certaines restrictions aux lois de la priorité et, dans une liste de noms génériques qu'il serait désirable de voir conserver, figure *Triton*, à l'exclusion de *Molge* et de *Triturus*.

Je laisse de côté la délicate question de savoir quelles dérogations il conviendrait d'apporter aux lois de la priorité, pour n'en-

⁽¹⁾ Un exemple de cette confusion regrettable est donné par STEJNEGER (1907), dans sa Faune herpétologique du Japon, travail par ailleurs tout à fait remarquable, on ne voit pas sans une certaine gêne la Vipère péliade désignée sous le nom de *Coluber berus*; il est vrai que le genre *Coluber* des auteurs y est remplacé par *Elaphe*, *Tropidonotus* devient *Natrix* et, parmi les Tortues, *Trionyx* devient *Amida*, etc... L'auteur lui-même a senti combien devaient surprendre ces termes inusités et il se défend, dans sa préface, de changer les noms par goût personnel, ne le faisant que pour se conformer strictement aux règles de la nomenclature.

⁽²⁾ On trouvera la traduction de cette circulaire dans *Bull. Soc. zool. France*, procès-verbal de la séance du 11 juin 1912, t. XXXVII, p. 201.

visager qu'un cas particulier : n'est-il point possible de conserver, ainsi qu'il est désirable, le mot *Triton*, non pas en contrevenant aux lois édictées par les Congrès, mais bien plutôt en les appliquant dans leur esprit ?

L'application stricte de l'article XII : « Tout nom générique déjà employé dans le même règne doit être rejeté », semble rendre indispensable la substitution d'un nouveau vocable à celui de *Triton* LAURENTI.

Mais avant de conclure dans ce sens, une question préjudicielle se pose : le terme *Triton* LINNÉ est-il valable ?

A cette question on doit, me semble-t-il, répondre par la négative, car *Triton* LINNÉ ne remplit pas la condition exigée par le paragraphe premier de l'article XI : « Le nom attribué à chaque genre et à chaque espèce ne peut être que celui sous lequel il a été le plus anciennement désigné, à la condition : a) que ce nom ait été divulgué dans une publication où il aura été clairement et suffisamment défini.... ».

Pour étayer mon argumentation, à l'exemple des juristes qui ont souvent recours aux travaux préparatoires pour commenter la loi, je me reporterai aux Comptes rendus du Congrès international de Zoologie de Paris, en 1889.

Parmi les travaux de la cinquième section (Nomenclature des Etres organisés), figure un rapport de Raphaël BLANCHARD qui, à propos de l'article XI, prend pour exemple le cas du terme *Triton*; il le cite ainsi (p. 391) :

<i>Triton</i> LINNÉ (1758).....	Crustacé ?
<i>Triton</i> LAURENTI (1768).....	Batracien.
<i>Triton</i> MONFORT (1818).....	Mollusque.

Or, le même volume contient un second rapport rédigé par CHAPER, au nom de la Société Zoologique de France; à propos de la loi de priorité, cet auteur prend encore pour exemple de double emploi les acceptions suivantes du terme *Triton* (p. 458) :

<i>Triton</i> LINNÉ (1758).....	Probablement Nudibranche.
<i>Triton</i> LAURENTI (1768).....	Batracien Urodèle.
<i>Triton</i> MONFORT (1801).....	Gastropode.

Un nom qui, pour un auteur, désigne un Nudibranche, pour un autre un Crustacé, pour tous deux d'ailleurs avec doute, ne

saurait être considéré comme « clairement et suffisamment défini ».

Bien plus, il convient d'ajouter que *Triton* LINNÉ ne désigne pas un animal mais un débris d'animal ! et cela explique trop bien l'incertitude qui enveloppe le terme linnéen. C'est la raison pour laquelle DUMERIL conserve *Triton* LAURENTI et repousse expressément *Molge* MERREM. Il en est de même pour VAILLANT (1895) qui écrit (p. 145) : « On a généralement abandonné aujourd'hui le terme *Triton* de LAURENTI pour celui de *Molge* de MERREM. Le bien fondé de cette modification synonymique, faite en vue de se conformer aux droits de priorité, me paraît contestable. Sans doute, LINNÉ s'est servi du nom de *Triton* concurremment avec LAURENTI (1768), seulement il l'applique non pas à un animal réel, mais à un débris d'animal comme CUVIER l'a parfaitement montré (Règne animal, 1817, t. II, p. 506). Le genre ne peut donc être regardé comme légitime. »

WOLTERSTORFF (1903) opine dans le même sens que VAILLANT, et SCHREIBER (1912) adopte implicitement leur manière de voir.

Avec ces auteurs, j'estime que le terme *Triton* doit être conservé avec le sens que lui donna LAURENTI; l'emploi de ce terme générique n'est nullement en contradiction avec les règles de nomenclature actuellement en vigueur et ne porte aucune atteinte au droit de priorité.

Le terme générique ainsi adopté comprend, dans son acception la plus large, une douzaine d'espèces européennes. Les auteurs les ont réparties en une série de groupes auxquels ils ont attribué soit la valeur de genre, soit seulement celle de sous-genre, ils leur ont assigné autant de dénominations particulières.

Je repousserai les divisions génériques qui séparent des formes évidemment affines. Telles sont celles basées sur la présence et la constitution de l'arcade fronto-squamosale qui éloignent le *Triton* à crête, sans arcade, du *Triton* marbré à arcade ligamenteuse, le premier prenant le nom d'*Hemisalamandra cristata*, le second celui de *Triturus marmoratus*; or, ces deux espèces sont tellement voisines qu'elles donnent, dans la nature, des hybrides décrits sous le nom de *Triturus Blasii*.

Je prendrai donc le terme *Triton* dans son sens large avec la même acception que BOULENGER (1910) donne au mot *Molge* et, me rangeant aux côtés de cet auteur, je ne reconnais dans ce

groupe que trois subdivisions auxquelles il est possible d'accorder la valeur de sous-genres.

Les noms attribués à ces sous-genres sont : *Triton*, au sens strict, *Pleurodeles*, *Euproctus*.

Les caractères qui permettent de les distinguer sont, les uns morphologiques, les autres biologiques; les premiers sont, pour une bonne part, des caractères sexuels secondaires, surtout appréciables, chez les mâles, à l'époque de la reproduction. Les seconds, plus difficiles à invoquer en systématique purement descriptive, ont cependant une valeur considérable, ils sont fournis par le mode de fécondation de ces animaux; le mécanisme qui assure la fécondation est, en effet, très différent dans les trois groupes.

Chez *Triton* proprement dit, la queue, dans les deux sexes, est bordée d'un repli cutané, souvent plus prononcé chez le mâle que chez la femelle; dans quelques espèces le mâle présente, en outre, un repli cutané ou crête dorsale (*T. palmatus*, *vulgaris*, *cristatus*, *marmoratus*, *alpestris*), elle fait défaut chez d'autres (*T. italicus*, *Boscai*, *Montandoni*), chez certains mâles les orteils sont palmés (*T. palmatus*), ou bordés (*T. vulgaris*).

La fécondation a lieu sans accouplement, le mâle ne saisissant pas la femelle (¹), cette dernière recueille activement le spermatophore que le mâle dépose auprès d'elle après des préludes plus ou moins longs.

Chez *Pleurodeles*, le mâle et la femelle sont dépourvus de crête dorsale, mais un repli caudal est toujours présent; le mâle, au moment de la reproduction, porte, sur les membres antérieurs, des brosses copulatrices semblables à celles de beaucoup d'Anoures, les orteils sont toujours libres, dépourvus de palmature. La fécondation est accompagnée d'une sorte d'accouplement : le mâle, placé sous la femelle, la saisit dans la région des aisselles et l'enlace au moyen de ses pattes antérieures.

Les Pleurodèles ne sont représentés en Europe que par une seule espèce, *P. Wallii* MICHAH., propre à la Péninsule ibérique,

(¹) Chez un Triton néarctique, *T. (Diemyctylus) viridescens* RAF. étudié par E.-O. JORDAN (1891), le mâle en rut saisit la femelle avec ses pattes postérieures, mais il ne s'agit là que d'un prélude d'une durée variable, après lequel le mâle lâche la femelle pour agir comme tous les autres Tritons et déposer dans le voisinage un ou plusieurs spermatophores que la femelle recueille ensuite (pp. 268, 269).

elle se retrouve au Maroc. Deux autres espèces du même sous-genre vivent dans l'Afrique du Nord (*P. Poireti* GERVAIS, *P. Hagenmülleri* LATASTE).

Chez *Euproctus*, le mâle diffère peu de la femelle, les deux sexes sont dépourvus de crête dorsale, le repli caudal est nul ou peu apparent, la queue est préhensile, surtout chez le mâle; les orteils sont libres, sans palmature.

La fécondation s'accompagne d'un rapprochement très étroit des sexes, le mâle usant de sa queue préhensile pour saisir et maintenir sa femelle.

D'autres caractères, tels que la présence de tubercules tégumentaires ou la protractilité de la langue, ont été invoqués par les auteurs pour séparer les *Euproctus* des *Triton* proprement dits, on verra plus loin que ces caractères n'ont qu'une valeur relative. Le caractère différentiel le plus important est tiré du mamelon cloacal; cet organe affecte, tantôt chez l'un des sexes, tantôt chez les deux, une forme conique ou tubuleuse fort différente de celle qu'il présente chez les Tritons vrais (¹); le nom même d'*Euproctus* évoque, d'ailleurs, cette particularité.

On admet communément, aujourd'hui, que trois espèces européennes constituent le sous-genre *Euproctus* : *E. Rusconii* GENÉ, propre à la Sardaigne, *E. montanus* SAVI, qui ne se trouve qu'en Corse, *E. asper* DUGÈS, spécial aux Pyrénées.

Ces trois espèces, et plus particulièrement la dernière, font l'objet du présent travail.

II. Synonymie des espèces d'*Euproctus*.

La synonymie des trois espèces d'*Euproctus* est chose assez compliquée; cette complexité est due, pour une part, à la découverte presque simultanée des deux espèces corse et sarde par deux auteurs différents qui les ont décrites sous deux noms de genres distincts; en outre, ces deux espèces furent plus tard confondues pendant longtemps sous un même nom spécifique avec l'*Euprocte* des Pyrénées décrits après elles.

Un bref exposé chronologique montrera par quelles vicissitudes

(¹) Seul, parmi les Tritons vrais, le Triton de Bosca, *T. Boscai* LATASTE, se rapproche des Euproctes, la femelle de cette espèce ayant un mamelon cloacal subconique.

est passée la nomenclature des diverses espèces d'Euproctes (¹).

En 1838, SAVI crée le genre *Megapterna* pour une nouvelle espèce d'Urodèle corse, qu'il désigne sous le nom de *Megapterna montana*.

En 1839, GENÉ décrit, sous le nom d'*Euproctus Rusconii*, un autre Urodèle nouveau, découvert en Sardaigne, et dont il fait le type du genre *Euproctus*.

A peine décrites, ces deux espèces sont confondues par BONAPARTE (1839) qui croit pouvoir les identifier avec une forme de *Triton* décrite dix ans auparavant par GRAVENHORST (1829), sous le nom de *Molge platycephala*, d'après trois individus, de provenance d'ailleurs inconnue (²).

BONAPARTE, en adoptant le nom spécifique de GRAVENHORST, conserve cependant le nom générique de GENÉ et il réunit, sous la dénomination *Euproctus platycephalus* GRAV. l'*Euproctus Rusconii* GENÉ et le *Megapterna montana* SAVI.

Les auteurs suivants continuent à confondre les deux espèces sous un même nom spécifique, tout en adoptant des noms génériques variés : FITZINGER (1843), GRAY (1850), STRAUCH (1870), SCHREIBER (1875).

Les DUMERIL (1854) conservent le terme *Euproctus Rusconii* GENÉ, mais ajoutent à la confusion, en comprenant sous ce nom à la fois *Megapterna montana* SAVI et le *Triton* pyrénéen tout récemment décrit par DUGÈS (1852) sous le nom d'*Hemitriton asper*; bien plus, ils comprennent dans leur description du genre des caractères appartenant au *Triton* de Poiret (*Glossoliga*) ou *Pleurodeles Poireti* GERVAIS.

Cet état de confusion dure jusqu'en 1878; à cette date, une curieuse convergence d'idées conduit plusieurs naturalistes à s'occuper du complexe *Euproctus platycephalus* GRAV. et à en reconnaître l'hétérogénéité.

GIGLIOLI (1878) démontre la non identité des formes corse et sarde. LATASTE (1878, 3) indique la nécessité de distinguer *E. pyrenaeus* (*asper* DUGÈS) d'*E. platycephalus* GRAV.; cette manière

(¹) On trouvera une synonymie très complète de ces espèces dans les travaux de BEDRIAGA (1883, 1896-1897). Il m'a paru inutile de la reproduire intégralement ici.

(²) Les trois individus types de GRAVENHORST, conservés au Musée de Breslau, ont été examinés par BEDRIAGA (1879, 1) qui a montré que *Triton platycephalus* était un nom collectif confondant des individus appartenant à deux formes différentes.

de voir reçoit l'adhésion de SCHREIBER (1878) et de BOULENGER (1878), et ce dernier, sans avoir encore connaissance des recherches de GIGLIOLI, soupçonne déjà la distinction à établir entre les représentants corses d'*E. platycephalus* et ceux de provenance sarde.

Les travaux de CAMERANO (1881) et de LESSONA (1881), viennent apporter leur appui aux vues de GIGLIOLI.

En conséquence, dans son Catalogue des collections du British Museum, BOULENGER (1882) admet trois espèces, qu'il désigne sous les noms de *Molge aspera* DUGÈS, *M. montana* SAVI, *M. Rusconi* GENÉ. Cet auteur conserve ces noms, en 1910, dans son ouvrage sur les Batraciens d'Europe et il réunit ces trois espèces dans le groupe *Euproctus*, simple sous-genre de *Molge*.

Ces trois formes présentent les caractères distinctifs suivants :

1° *Euproctus montanus* SAVI.

C'est le plus petit des trois Euproctes, il mesure 80 à 115 mm. de longueur (d'après BOULENGER, 1910) ⁽¹⁾.

La tête est aplatie, à museau arrondi; elle porte des glandes parotoïdes distinctes.

L'arcade fronto-squamosale est presque entièrement ligamenteuse.

La langue est légèrement protractile, plus libre en arrière que chez les autres Tritons.

La peau est légèrement rugueuse (pendant le séjour à terre) ou complètement lisse (pendant la vie aquatique).

La queue est arrondie ou déprimée à sa base, comprimée en arrière, sans replis cutanés.

Le mamelon cloacal du mâle est conique, l'ouverture cloacale orientée vers l'arrière ⁽²⁾. Chez la femelle, l'ouverture cloacale

⁽¹⁾ Les plus grands individus que j'ai pu recueillir moi-même dans la haute vallée du Tavignano et dans celle de la Restonica, aux environs de Corte, ne mesurent que 90 et 95 mm. BEDRIAGA (1897) indique, pour cette espèce, 82 à 90 mm.

⁽²⁾ Cette forme conique du mamelon cloacal du mâle s'observe sur beaucoup des animaux en collection, elle paraît due, dans ce cas, à une turgescence de l'organe, causée par les liquides conservateurs; chez l'animal vivant, le mamelon cloacal est le plus souvent assez semblable d'aspect au mamelon des Tritons vrais et n'en diffère que par la position de la fente cloacale, il ne prend sa forme nettement conique que par une sorte d'érection.

est en forme de fente allongée, limitée par des bords en bourrelets plus ou moins saillants ⁽¹⁾.

Les membres postérieurs sont plus longs chez le mâle que chez la femelle, les jambes postérieures du mâle sont élargies et portent, sur leur bord externe, une sorte de protubérance aplatie, à bord convexe (élargissement péronéal). L'espèce est apneumone.

Couleur très variable, brun ou olivâtre en dessus avec des macules plus ou moins distinctes, brunâtres ou verdâtres; blanc jaunâtre sur la face ventrale ou brun clair avec un pointillé blanc.

2° *Euproctus Rusconii* GENÉ.

Longueur de 100 à 140 mm. (d'après BOULENGER, 1910) ⁽²⁾.

La tête est très fortement aplatie, il n'y a pas de parotoïdes distinctes.

L'arcade fronto-squamosale est entièrement osseuse. Langue non protractile.

La peau est toujours parsemée de petits tubercules bien distincts.

La queue, comprimée, est munie, dans sa partie postérieure, d'un repli cutané assez bas.

Le mamelon cloacal est conique dans les deux sexes.

Les jambes postérieures des mâles ne sont pas aplaties sur toute leur longueur, mais elles portent, dans leur partie distale, un éperon péronéal allongé.

La coloration très variable est, dans l'ensemble, assez voisine de celle de l'espèce précédente, la face ventrale est blanchâtre, avec la partie médio-ventrale jaune ou jaunâtre, avec quelques taches noirâtres chez le mâle, sans taches chez les femelles.

3° *Euproctus asper* DUGÈS.

Longueur, 100 à 160 mm.

Tête assez convexe en arrière, aplatie en avant, mais de façon moins sensible que chez les espèces précédentes; museau tronqué carrément; il n'y a pas de parotoïdes.

L'arcade fronto-squamosale est entièrement osseuse.

⁽¹⁾ Cette disposition est très voisine de celle des Pleurodèles.

⁽²⁾ BEDRIAGA (1897) donne des chiffres un peu différents : 110 à 127 mm.

Les téguments sont toujours parsemés de tubercules très développés, d'aspect corné.

La femelle seule possède un mamelon cloacal conique.

Les pattes postérieures des mâles ne présentent pas de caractères particuliers, il n'y a ni élargissement ni éperon péronéal.

La coloration est extrêmement variable, la face dorsale est grise, brune ou noirâtre; elle présente, chez les individus jeunes, des taches d'un jaune citron et, le plus souvent, une ligne vertébrale de même couleur, fréquemment interrompue, ces couleurs vives disparaissent complètement avec l'âge. La face ventrale est blanchâtre sale, avec des taches nébuleuses grises et parfois des macules noirâtres; la région médio-ventrale est souvent colorée en rouge orangé, tel est le cas pour la plupart des femelles, quelques mâles présentent cette même coloration; la couleur rouge orangée s'étend, en arrière, le long de la marge inférieure de la queue.

III. Historique.

Du jour où les trois Urodèles corse, sarde et pyrénéen furent séparés les uns des autres, la question se posa de savoir quel est le degré réel d'affinité entre ces trois formes; l'intérêt de cette question n'est pas purement systématique, sa solution importe pour apprécier certaines conceptions zoogéographiques et paléogéographiques. Sur ce point, deux tendances opposées se sont partagé les auteurs : les uns : ROULE (1909), DEHAUT (1910, 1911), admettent une affinité si étroite entre les trois formes qu'ils estiment pouvoir les regarder comme de simples variétés ou races géographiques d'une même espèce; d'autres, avec BEDRIAGA (1883), considèrent ces trois formes comme très dissemblables et méritant peut-être de former autant de genres distincts. BOULENGER (1917) a repris cette controverse à l'occasion de la découverte, dans les montagnes du Kurdistan, d'un Urodèle nouveau, *Rhithrotriton Derjugini* NESTEROV, qui présente une ressemblance extrêmement étroite avec *Euproctus asper*. BOULENGER admet que les trois formes d'Euproctes sont loin d'être aussi voisines les unes des autres qu'on se l'est souvent figuré, le sous-genre *Euproctus* serait un groupement artificiel basé sur des caractères n'impliquant pas une affinité réelle. Postérieurement à ce travail, DEHAUT (1920) paraît avoir modifié sa manière de voir pri-

mitive et il admet que les affinités des espèces corse et sarde sont beaucoup moins voisines qu'il ne l'avait d'abord cru.

Cette controverse n'a pas seule provoquée l'étude des Euproctes; la rareté relative de ces animaux, leur localisation géographique, les particularités morphologiques et biologiques qui les éloignent des Tritons vrais, l'apneumie de l'Euprocte corse, tout a attiré l'attention des auteurs, et les Euproctes ont été l'objet d'un assez grand nombre de travaux.

Les études anatomiques les plus importantes sont celles de BEDRIAGA (1882, 1883); dans une de ces études, plus particulièrement consacrée à l'Euprocte corse, cet auteur établit une comparaison entre cette espèce et les deux autres; ce travail qui contient de très nombreux renseignements de toute sorte, a beaucoup contribué à élucider l'ostéologie de ces Urodèles.

Le même auteur a consacré une assez longue étude à l'Euprocte pyrénéen (BEDRIAGA, 1895, 2), dont il décrit une variété bien distincte, *var. rugosa*, caractérisée par des tubercules cutanés plus développés que chez le type et par une forme générale plus massive.

Un mémoire moins étendu de WIEDERSHEIM (1875) ne concerne que l'Euprocte sarde.

DEHAUT (1909, 1911) étudie en détail l'Euprocte corse en le comparant à son congénère sarde; le même auteur publie, en 1911, une note sur le cœur de ces deux espèces; il étudie, en collaboration avec M^{me} PHISALIX, le venin de leurs glandes cutanées et son action physiologique.

Les autres auteurs se sont bornés à l'étude de certains détails anatomiques ou histologiques, pris isolément, parfois au cours de recherches étendues à d'autres Urodèles.

LESSONA (1881) fait l'histologie de la peau des espèces corse et sarde.

D'AMICO (1908) publie des recherches sur la constitution du cloaque de la femelle de l'Euprocte sarde.

MARA (1908) entreprend le même travail chez le mâle de cette même espèce.

ROULE (1909, 1910) donne quelques détails sur la constitution histologique des téguments de l'Euprocte pyrénéen.

LAPICQUE et PETETIN (1910) ont publié une courte note sur la respiration de l'Euprocte corse.

Les renseignements biologiques et éthologiques, ainsi que ce

qui concerne les larves des trois espèces, doivent être recherchés dans les travaux de BEDRIAGA (1882, 1883, 1895, 1897) et de WOLTERSTORFF (1900) ainsi que dans les publications de DEHAUT.

Au cours de mes recherches, j'ai publié deux notes préliminaires, la première attirant l'attention sur la vascularisation des téguments de l'Euprocte pyrénéen, la seconde sur certains détails de la constitution du cloaque de la femelle de cette espèce (DESPAX, 1914 [2], 1921 [3]).

IV. Plan du travail.

Malgré l'importance des recherches de BEDRIAGA et le nombre relativement considérable des travaux qui viennent d'être cités, les données que nous possédons sur l'anatomie et la biologie des Euproctes présentent encore d'assez graves lacunes, et cela est surtout sensible en ce qui concerne l'Euprocte pyrénéen. Cette constatation m'a conduit à entreprendre le présent travail, au cours duquel j'ai plus particulièrement étudié *Euproctus asper*.

Placé à proximité des Pyrénées, il m'était relativement facile d'observer et de recueillir cet animal qui, de l'avis de BOULENGER (1917), est l'une des plus intéressantes espèces de la faune de France. Les ressources de la Station d'Hydrobiologie de l'Université de Toulouse me permettaient, en outre, de mener à bien des élevages prolongés en captivité.

J'ai d'abord cherché à compléter et à préciser, par des courses personnelles en montagne, la répartition géographique de l'espèce : les résultats auxquels je suis parvenu feront l'objet du premier chapitre.

L'étude attentive de certaines particularités anatomiques m'a paru de nature à apporter des arguments nouveaux à l'appui de l'une ou de l'autre des deux théories en présence au sujet de l'affinité plus ou moins étroite des diverses formes d'Euproctes; dans cet esprit, j'ai consacré la deuxième partie de mon travail à des recherches anatomiques et histologiques sur la région cloacale et sur les téguments; j'ai pu établir une comparaison personnelle entre *E. asper* et *E. montanus*, grâce à des matériaux recueillis en 1922, au cours d'un voyage en Corse; en ce qui concerne *E. Rusconii*, j'ai dû me borner à confronter les résultats

des auteurs qui m'ont précédé avec mes observations faites sur les deux autres espèces.

L'étude de la région cloacale fait l'objet du chapitre II; j'ai constaté que, du moins en ce qui concerne le mâle, *E. asper* s'éloigne peu des Tritons vrais; il en est tout autrement d'*E. montanus*, chez qui j'ai rencontré des dispositions anatomiques très particulières.

Dans le chapitre III, consacré aux téguments, je précise la structure histologique des formations tégumentaires superficielles, si développées chez *E. asper*. J'insiste longuement sur la vascularisation des téguments; chez *E. asper*, en particulier, j'ai trouvé une disposition très remarquable des vaisseaux cutanés superficiels qui permet de supposer un rôle respiratoire particulièrement important de la peau.

Les chapitres suivants forment une troisième partie, exposant mes recherches biologiques : le chapitre IV comprend l'éthologie de l'adulte; son comportement en période d'activité sexuelle y est étudié en détail.

Le chapitre V est réservé au développement larvaire.

Le chapitre VI est consacré à l'étude particulière du comportement respiratoire de l'adulte, les observations et expériences qui y sont relatées ont été inspirées par le désir de préciser la part qu'il convient d'accorder à la peau dans l'ensemble de l'hypothèse suggérée par l'examen des dispositions anatomiques décrites dans le chapitre III.

Pour ces recherches, *Euproctus asper* constitue un matériel particulièrement intéressant, car, en raison de la réduction de ses poumons, il a été considéré par CAMERANO (1896, p. 376) comme réalisant un état intermédiaire entre l'état pulmoné et l'apneumie complète; ce dernier état est peut-être la particularité la plus singulière offerte par quelques Urodèles; depuis sa découverte par WILDER (1894), l'apneumie et ses conséquences anatomiques et physiologiques ont fait l'objet d'un grand nombre de travaux dont les conclusions sont demeurées contradictoires; j'ai relié les observations que j'expose dans le chapitre VI à ces recherches sur l'apneumie, dont elles ne pouvaient, logiquement, rester séparées.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES GÉOGRAPHIQUES

CHAPITRE PREMIER

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE L'EUPROCTE DES PYRÉNÉES

La découverte de l'Euprocte des Pyrénées est, en général, attribuée à PHILIPPE (1847) ou à BIBRON (1846) ⁽¹⁾.

En fait, le premier auteur qui fasse mention de cet Urodèle est RAMON (1821), et il est juste de reconnaître au savant précurseur des études pyrénéennes, le mérite d'en avoir le premier signalé l'existence : dans une lettre écrite à DE HUMBOLT ⁽²⁾, RAMON, parlant de la faune des lacs, s'exprime ainsi : « Au-delà de cette élévation (2.264 mètres) on ne trouve plus de Poissons. Le lac d'Oncet, au pied du Pic-du-Midi, n'en possède point. Son élévation est de 2.314 mètres ; mais on y trouve, en abondance, des Salamandres aquatiques ; et quant à ces dernières, je crois qu'elles disparaissent à une plus grande élévation. Je ne me rappelle pas en avoir aperçues dans le lac du Mont-Perdu, dont l'élévation est de 2.518 mètres. » Ainsi RAMON, découvrant ces Batraciens, joint à cette observation les premiers renseignements que nous possédons sur leur répartition dans les Pyrénées.

Depuis sa découverte par RAMON, les auteurs ont signalé cet Urodèle dans un nombre de localités relativement restreint ; j'en donne l'énumération dans le paragraphe suivant, en les groupant par bassins et en allant de l'Ouest à l'Est.

⁽¹⁾ Cf. VAILLANT (1895, p. 145).

⁽²⁾ Cette lettre de RAMON a été insérée dans les *Mémoires de la Société académique des Hautes-Pyrénées*, elle est citée *in extenso* par JEANBERNAT (1874, p. 306).

I. Localités où les auteurs ont signalé la présence de l'Euprocte.

I. EN TERRITOIRE FRANÇAIS

A. Bassin de l'Adour. — Les Eaux-Bonnes [1] ⁽¹⁾ [748 m.], BIRON, d'après VAILLANT (1895); DUGÈS (1852), les DUMERIL (1854).

Le lac d'Estibaoude [5] [2.361 m.], REGELSPERGER, d'après BELLOC (1894, 2).

Le lac de Gaube [6] [1.789 m.].

Le Gave de Cauterets, au pont d'Espagne [4] [1.530 m.] et Cauterets [992 m.], BEDRIAGA (1897, p. 733).

Le lac Bleu de la vallée de Lesponne [8] [1.968 m.], PHILIPPE, d'après JEANBERNAT (1874, p. 313), BEDRIAGA (1897).

Le lac de Peyralade (ou lac Vert) [9] [1.952 m.], LACOSTE et VERDUN (1900, p. 259), JAMMES (1921) ⁽²⁾.

Le lac d'Oncet [10] [2.238 m.] au-dessous du sommet du Pic-du-Midi-de-Bigorre, RAMON (1821), d'après JEANBERNAT (1874, p. 307), LATASTE (1880), BEDRIAGA (1897).

B. Bassin de la Garonne. — Le lac d'Orédon [14] [1.869 m.], JAMMES (1921, p. 273).

Le lac de Caillaouas [17] [2.165 m.], BELLOC (1895, p. 431).

Les petits lacs connus sous les noms de Boums de Venasque [21], situés à 2.300 m., sur le trajet de l'Hospice de France au col de Venasque, BELLOC (1895, p. 467).

Le lac d'Oo ou Boum-det-Séculetjé [18] [1.500 m.], BEDRIAGA (1897).

Enfin, la capture d'un individu a été signalée à Pinsaguel [27], sur l'Ariège, à 10 kilomètres en amont de Toulouse, LAHILLE (1888, p. LXVI) ⁽³⁾.

⁽¹⁾ Les chiffres en italiques placés entre crochets après un nom de localité renvoient aux numéros des stations portés sur la carte ci-après.

⁽²⁾ M. JAMMES, pendant le mois de septembre 1921, a pu vérifier sur les lieux l'exactitude des renseignements donnés par LACOSTE et VERDUN, au sujet de la présence de l'Euprocte dans le lac de Peyralade, il a recueilli dans ce lac de nombreux individus qu'il m'a aimablement abandonnés.

⁽³⁾ La présence de l'Euprocte dans la plaine sous-pyrénéenne doit être considérée comme accidentelle, je n'ai jamais rencontré cette espèce dans la région toulousaine, dont j'explore assidûment les eaux depuis bientôt

II. EN TERRITOIRE ESPAGNOL

Les localités connues sur le versant espagnol des Pyrénées sont encore moins nombreuses que celles du versant français; cela d'ailleurs s'explique aisément quand on songe aux difficultés d'accès de la haute chaîne espagnole.

La présence de l'Euprocte a été signalée :

A Panticosa [3] [1.600 m. environ], sur le Rio Gallego, BOSCA (1877).

Dans les eaux du Plan des Etangs [22] [entre 1.800 et 1.900 m.], dans la haute vallée de l'Esera, affluent du Rio Cinca, JEANBERNAT (1873, p. 237).

Dans la même région, au lac de Villamuerta [23] [2.050 m.], BELLOC (1896, p. 267).

A Saldeu [1.855 m.], République d'Andorre, Valira orientale, JOAQUIM MALUQUER I NICOLAU (1917, p. 565).

Les localités ci-dessus dépendent toutes du bassin géographique de l'Ebre.

Plus à l'Est, l'Euprocte a été signalé à Banyolas [37], province de Gerona, dans le bassin du Rio Ter, JOAQUIM MALUQUER (*loc. cit.*), et à la Junquera [36], dans la même province, bassin du Rio Muga, non loin de la frontière française, BOSCA (1877). Ces deux dernières localités sont particulièrement remarquables par leur position très orientale et par leur altitude très faible, probablement inférieure à 200 m.; j'exposerai plus loin les raisons qui me feraient désirer de plus amples informations à leur sujet.

BOSCA (1881) donne, à nouveau, les localités de Panticosa, Cerdanya et la Junquera, et il ajoute (p. 107), que *E. pyrenaeus* est « comun en los Pirineos; es raro hacia el Oeste y Sur de la Peninsula ». En fait, il signale seulement une localité nouvelle, située bien au Sud des Pyrénées : Las Hurdes (Caceres), d'après des individus conservés au Musée de Madrid et recueillis par S. SANZ DE DIEGO. Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer que HERNANDEZ PACHECO (1895, pp. 63-65) ne paraît pas l'avoir retrouvé dans cette même province d'Estramadura.

quinze ans. En tenant pour exacte la détermination de l'animal capturé par LAHILLE, il s'agit, sans aucun doute, d'un individu entraîné par l'une des violentes crues dont l'Ariège est coutumière.

En dehors de la région pyrénéenne, il faudrait ajouter à la localité précédente Malaga, d'après ROSENHAUER (1856), et le Portugal, d'après BARBOZA, mais BOSCA (1881, p. 95) semble conserver quelques doutes au sujet de ces deux dernières localités, BEDRIAGA (1897) ne les mentionne pas dans sa Faune des Urodèles d'Europe et SEQUEIRA (1894, pp. 611-615) ne fait pas figurer l'Euprocte pyrénéen dans sa liste des Amphibiens et Reptiles du Portugal. Il semble donc parfaitement légitime de considérer les informations de ROSENHAUER et de BARBOZA comme erronées, en ce qui concerne cette espèce.

Il ressort de l'énumération ci-dessus, que les renseignements que nous possédons au sujet de la distribution géographique de l'Euprocte dans les Pyrénées sont limités aux environs des principaux centres balnéaires ou touristiques. Les régions pyrénéennes éloignées de ces centres, en raison de leur accès difficile et pénible, restent encore bien mal connues au point de vue zoologique; j'avais espéré compléter par des courses personnelles aussi nombreuses que possible, ces renseignements incomplets; commencées durant l'été 1913, mes recherches ont été interrompues, dès la première course de 1914, par la guerre et la mobilisation; je n'ai pu les reprendre qu'en 1920 et je les ai poursuivies en 1921 et 1922, mais il m'a été difficile de les étendre beaucoup en territoire espagnol, c'est là une regrettable lacune que des circonstances adverses, indépendantes de ma volonté, imposent à mon travail.

II. Localités où j'ai constaté moi-même la présence de l'Euprocte.

I. EN TERRITOIRE FRANÇAIS

J'ai trouvé l'espèce dans les points suivants :

A. Bassin de l'Adour. — Au lac de Miguelou [2] [2.267 m.], dans les Hautes-Pyrénées, de ce lac s'échappe le Riou Grand ou Ruisseau d'Arriougrand, pléonisme sous lequel le désignent plusieurs cartes. Ce torrent alimente le gave d'Arrens, lui-même affluent du gave de Pau. J'ai séjourné vingt-quatre heures au bord de ce lac, en août 1921; ses rives sont très déclives et

encombrées d'énormes éboulis granitiques, et la capture de l'Euprocte n'est guère possible qu'au déversoir du lac ou immédiatement au-dessous, dans le Riou Grand lui-même; il se trouve là en assez grand nombre.

Dans les petits lacs de Caderolles [11], visités en juillet 1921. Ces lacs forment une série de cuvettes d'importance secondaire, échelonnées au Sud de la route du Tourmalet, dont elles sont séparées par le massif de Pène-Blanche; leur altitude est de 2.200 m. environ; de ce chapelet de lacs s'échappe le Ruisseau de Guaret qui, par sa réunion avec les ruisseaux d'Arises et du Tourmalet, forme le ruisseau de Gripp, affluent direct de l'Adour. L'Euprocte est abondant au lac inférieur, j'en ai recueilli quelques individus en aval des lacs, au pied de la cascade voisine de la cabane de Grésiolles.

Aux environs immédiats de Bagnères-de-Bigorre, j'ai eu la surprise de le rencontrer dans les eaux du Ravin de Castelmouly [7], un peu en amont des grottes bien connues des entomologistes pour leur richesse en Coléoptères cavernicoles. La nature calcaire du sol, peu propice aux eaux permanentes, et la faible altitude [700 m.] ne me faisaient guère espérer l'y rencontrer; il y était cependant en nombre, mais la plupart des individus étaient réunis aux points où des sources se jettent dans le torrent; cette station est la plus basse de toutes celles où j'ai, jusqu'à présent, rencontré l'Euprocte des Pyrénées.

J'ai visité, à quatre reprises différentes, le lac d'Oncet [10] [2.238 m.]; c'est la localité en quelque sorte classique de l'Euprocte; depuis sa découverte par RAMON, c'est-à-dire depuis un siècle, tous les auteurs qui se sont occupés de l'Urodèle pyrénéen sont venus le recueillir là; de fait, il n'est pas de localité plus propice pour l'étude de cet animal, il y est extraordinairement abondant (en août 1920, j'en ai capturé 80 en deux heures), la rive Sud du lac est d'accès facile; j'ai largement profité de ces circonstances pour étudier sur les lieux les mœurs de cette espèce et j'exposerai plus loin les résultats des observations faites au cours de mes séjours au bord de ce lac (juillet, août et septembre 1913, août 1920).

B. Bassin de la Garonne. — En août 1922, j'ai parcouru la région lacustre du Néouvielle, où l'Euprocte avait déjà été signalé par JAMMES (1921) dans le déversoir du lac d'Orédon;

l'animal est abondant dans toute cette région qui comprend le lac d'Aumar [2.213 m.], le lac d'Aubert [13] [2.160 m. environ], le lac de Cap-de-Long, le lac de Loustallat, situés à peu près à la même altitude et des Laquettes, placées un peu plus bas ⁽¹⁾, l'Euprocte se trouve non seulement aux déversoirs des lacs, mais aussi dans les ruisseaux qui circulent sous bois, entre le lac d'Aumar et le lac d'Orédon; je l'ai encore trouvé dans la Neste, de Couplan jusqu'aux environs des cabanes de Couplan [15] [1.500 m. environ], et il paraît probable qu'il descend encore plus loin vers l'aval.

Dans la région de Luchon j'avais trouvé l'Euprocte dès 1910, au Riou de la Coumo Néro [19] [1.200 m. environ], petit torrent affluent du torrent de la Vallée du Lys; plus tard, en juin 1920, je l'ai rencontré dans le torrent de la Vallée du Lys [20] lui-même, à une altitude inférieure à celle de la station de la Coumo Néro [1.120 m.], à environ un kilomètre en aval des Cascades du Lys. Les individus récoltés dans ces deux points diffèrent nettement du type, tel qu'il se présente dans les localités énumérées plus haut, ils appartiennent tous à la variété *rugosa* découverte par BEDRIAGA au lac de Gaube.

II. EN TERRITOIRE ESPAGNOL

J'ai retrouvé l'espèce au Plan des Etangs [22], où elle avait été déjà signalée par plusieurs auteurs, j'ai pu constater que là encore l'espèce était représentée par des individus appartenant à la variété *rugosa* de BEDRIAGA.

Plus à l'Est, dans la République d'Andorre, j'ai trouvé, en août 1922, plusieurs Euproctes dans un canal d'irrigation entre Aldosa et Vila, à 3 kilomètres en amont de Canillo [27], à une altitude d'environ 1.600 m.

Cette constatation ne fait que confirmer les renseignements de JOAQUIM MALUQUER qui, en 1917, a trouvé cette espèce à Sal-deu [28].

En Cerdagne espagnole j'ai constaté, à la même époque, la présence de l'Euprocte au Sud de Bellver, à peu de distance de Santa Madalena [30], à environ 1.300 m., dans les torrents qui

(1) On trouvera d'intéressants détails sur cette région dans l'article de MM. LACOSTE et VERDUN (1901) paru dans l'*Annuaire du Club alpin français*.

descendent de la région du col de Pendis pour se jeter dans le Rio Sègre.

Les individus pris en Andorre et en Cerdagne appartiennent au type de l'espèce.

L'énumération ci-dessus est loin de comprendre toutes les localités où j'ai effectué des recherches; pour que la liste en soit complète, il convient de mentionner toutes celles où mes explorations ne m'ont donné qu'un résultat négatif; leur nombre montrera qu'il est dangereux de généraliser et de penser, avec BOSCA, que l'espèce qui nous occupe se trouve partout dans les Pyrénées; je l'ai, en effet, vainement cherchée dans des localités qui semblaient, au premier abord, réunir les mêmes conditions que celles où elle avait été trouvée ailleurs, et parfois à peu de distance de points où son existence avait été bien constatée.

III. Localités où mes recherches ne m'ont pas montré la présence de l'Euprocte.

I. EN TERRITOIRE FRANÇAIS

A. Bassin de l'Adour. — Lac d'Escoubous [12] [2.049 m.]. Ce lac appartient au riche système lacustre du Néouvielle, son déversoir donne naissance au Ruisseau d'Escoubous qui se jette dans le Bastan, affluent du Gave de Pau. Je l'ai visité en août 1913, immédiatement après un séjour au lac d'Oncet, où les Euproctes étaient en pleine activité; au lac d'Escoubous, il m'a été impossible d'en trouver un seul et pourtant ces deux lacs sont peu distants l'un de l'autre, séparés seulement par la vallée du Bastan et leur altitude n'est pas très différente; il n'est pas indifférent de noter, en passant, que la Truite, absente du lac d'Oncet, est abondante au lac d'Escoubous.

B. Bassin de la Garonne. — Lac de Bordère (ou de Bareille) [16] [1.767 m.], situé entre Arreau et Luchon, au Sud du Mont Monné, non loin du col de Pierrefitte. Il se déverse par le ruisseau de Lastie dans la Neste, affluent de la Garonne; je n'y ai trouvé aucun Euprocte ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ J'ai recueilli au lac de Bordère des *Triton palmatus* de très grande taille, leur faciès différent de celui des Tritons de la plaine me porte à croire

Lac de l'Araing [25] [1.880 m.], visité en juillet 1920. Placé notablement à l'Est des localités précédentes, dans la région Saint-Gironnaise, ce lac est situé à peu de distance de la frontière espagnole, au pied du Pic de Crabère et du Mail de Louzès; son émissaire contribue à former le ruisseau de l'Isard qui se déverse dans le Lez, en amont du village de Seintein. Des recherches très minutieuses, favorisées par un beau temps, m'ont montré une faune assez riche et assez variée, sans me donner un seul *Euproctes*; je crois pouvoir affirmer son absence de ce lac.

Je ne l'ai pas trouvé non plus dans le torrent du Lez, en amont du Bocard des mines du Bentaillou [24].

Étang de Ruille [29] [1.921 m.], en Ariège, situé au Sud du col de la Ridorte et un peu à l'Est du Ruisseau de l'Aston, visité en août 1922; ce petit étang, de faible profondeur, ne m'a donné que quelques *Triton palmatus* qui se trouvent là au voisinage de la limite supérieure de leur aire de répartition.

Lac de Fontargente [2.150 m. environ], placé dans la même région, un peu au dessous du col de Fontargente, à la frontière andorrane; surpris par un orage, je n'ai pu l'explorer convenablement.

Lac de Naguille [31] [1.854 m.], visité en fin mai 1920. Ce lac fait partie du haut bassin de l'Ariège; son émissaire, le Ruisseau de Gnoles, se jette dans l'Ariège en amont d'Orlu; mes recherches ne m'ont donné là qu'un résultat négatif; je ne crois pas qu'il faille l'attribuer à l'époque précoce de ma visite, les glaces avaient déjà presque entièrement disparu de la surface du lac et il n'en restait que quelques bancs flottants; malgré la basse température des eaux (+ 6°), la vie animale y était déjà très active et les pontes de *Rana temporaria* étaient nombreuses (¹).

Le lac de Naguille a été aménagé pour l'industrie; un puissant barrage a été construit au déversoir, et le niveau du lac s'est trouvé considérablement surélevé, submergeant les berges gazonnées; les bords du lac sont ainsi dépourvus des enrochements à

à la possibilité de distinguer une race montagnarde de *Triton palmatus* (DESPAX, 1921).

(¹) Au cours de cette visite au lac de Naguille, j'ai pu constater de quelle basse température peuvent s'accommoder ces Anoures: j'en ai trouvé de nombreux couples réunis pour la ponte dans une flaque provenant de la fonte d'un névé; la neige formait voûte au-dessus d'une portion de la flaque, et c'était sous cet abri glacial que les Grenouilles allaient se réfugier quand on les dérangeait dans leurs ébats nuptiaux.

fleur d'eau qui constituent ailleurs la station préférée de l'Euprocte.

En juillet et août 1920, j'ai visité toute une série de lacs ou d'étangs situés dans les Pyrénées-Orientales; ils appartiennent aux bassins de l'Aude, de la Têt et du Rio Sègre : je n'ai trouvé d'Euprocte dans aucun des lacs énumérés ci-après :

C. Bassin de l'Aude. — Etangs de Camporeils [32], situés à l'Est du Pic de Camporeils et du Pic de Mortes et au Nord du Puig Prigue; leur ensemble donne naissance au Ruisseau de Lladure qui se jette dans l'Aude en aval de Formiguères. On doit distinguer deux groupes d'étangs, les étangs supérieurs [2.350 m. environ], cuvettes de peu d'étendue, à eau très froide et à faune extrêmement pauvre, et les étangs inférieurs [2.260 m.], placés à l'Est des précédents, ces derniers sont beaucoup plus vastes, moins froids et leur faune est plus riche.

D. Bassin de la Têt. — Lac de la Bouillouse [33] [2.005 m.], ancien marécage transformé en immense réservoir, par la construction d'un puissant barrage, la surélévation du niveau de l'eau, en submergeant les rives naturelles, a rendu l'accès de ses bords si difficile que je n'ai pu y faire de recherches sérieuses; par contre, j'ai pu étudier avec soin les nombreux étangs qui entourent la Bouillouse.

Etang Long et Etang Noir [35] [2.000 m. environ], ces deux étangs, situés au Sud-Est de la Bouillouse, ne doivent pas être confondus avec les étangs de même nom placés à l'Ouest dans la région connue sous le nom de désert du Carlitte; leur faune est riche et variée. Le désert du Carlitte, région comprise entre le Pic de Carlitte à l'Ouest et le lac de la Bouillouse à l'Est, constitue une remarquable région lacustre dont les nombreux étangs appartiennent soit au bassin de la Têt, soit à celui du Rio Sègre; parmi les premiers j'ai visité l'Etang del Vive.

E. Bassin du Rio Sègre. — Etang Long et Estang Llat [34] [2.150 m.], Etang de la Coumasse et Etang Noir. De ces quatre lacs, l'Estang Llat possède la faune la plus variée. Il semble qu'à altitude égale, ces lacs des Pyrénées-Orientales présentent une faune plus riche que celle des lacs de la région centrale de la chaîne.



Répartition d'*Euproctus asper* dans les Pyrénées.

Les triangles indiquent la présence de l'espèce; les cercles marquent les localités où elle paraît absente; les chiffres renvoient au texte.

En dehors du désert du Carlitte, au Sud-Est de la Bouillouse, se trouve un dernier lac, le lac de Pradeille [1.960 m.], voisin des étangs Long et Noir du bassin de la Têt; malgré le peu de distance qui le sépare des précédents, ce lac appartient au bassin du Sègre; sa faune est semblable à celle de ses voisins ⁽¹⁾.

II. EN TERRITOIRE ESPAGNOL

J'ai exploré sans succès les localités suivantes :

A. Bassin supérieur de la Garonne. — Le Val d'Aran et les eaux du Pla de Bérêt [1.880 m.], aux sources même de la Garonne.

Lac de Rios ou Rieus [26] [2.360 m.], situé dans une des régions les plus accidentées des Pyrénées, au Nord du massif du Bécibéri, c'est l'une des plus vastes nappes lacustres, ses rives très découpées atteignent un grand développement et lui donnent un aspect de fjord; son émissaire contribue à former le torrent de Val Arties, affluent de la Garonne. En ce qui concerne la présence ou l'absence de l'Euprocte dans ce lac, je ne puis me prononcer qu'avec réserve, je ne l'y ai pas trouvé, mais contraint par un orage à battre en retraite, je n'ai pu explorer à mon gré ses rives; toutefois, la nature presque arctique de ce lac me porte à croire que l'Euprocte en est vraiment absent.

B. Bassin des Nogueras. — J'ai exploré, avec le même résultat négatif la haute vallée de la Noguera Ribagorzana, un peu en amont et aux environs de l'Hospice de Viella [1.626 m.].

IV. Conclusions.

Ce que l'on connaît de la distribution géographique d'*Euproctus asper* peut se résumer ainsi :

Dans les Pyrénées françaises, l'Euprocte se rencontre entre 700 et 2.361 m. d'altitude, il est surtout fréquent à une altitude voisine de 2.000 m.

⁽¹⁾ J'ai recueilli dans le lac de Pradeille et dans ses deux voisins, de nombreux Tritons palmés, cette espèce n'avait jamais été signalée à pareille altitude; en outre, j'ai constaté là des cas de néoténie chez des larves de cet Urodèle (DESPAX, 1921).

Il paraît cantonné dans la portion centrale de la chaîne, dans une région limitée à l'Ouest par le Gave d'Oloron, à l'Est par l'Ariège, son maximum de fréquence se place dans les massifs du Néouvielle et du Pic-de-Midi-de-Bigorre; il est possible qu'il existe un peu en dehors de ces limites, mais les auteurs ne l'y signalent pas et je n'ai pu y constater sa présence.

L'aire de répartition de l'Euprocte est discontinue; il forme des colonies distinctes qui, en raison de la topographie des lieux, restent sans communication les unes avec les autres.

La nature géologique des terrains ne semble pas avoir une influence directe sur cette localisation; l'Euprocte est tantôt présent, tantôt absent dans les régions schisteuses, il en est de même dans les régions granitiques et, s'il paraît plus fréquent dans ces dernières, c'est qu'elles sont naturellement plus riches en eaux courantes et en lacs que les régions calcaires; ainsi que je l'indiquerai plus loin, la localisation de l'animal paraît surtout déterminée par la température et le plus ou moins de pureté des eaux.

En territoire espagnol, les renseignements que l'on possède sont encore trop fragmentaires pour qu'il soit possible d'en tenter, dès à présent, la coordination; il semble, cependant, que le caractère discontinu de la répartition de l'Euprocte s'accroît encore en Espagne, sa présence en Estramadure en fournit un exemple; ce fait est vraisemblablement en relation avec le climat plus chaud du versant Sud des Pyrénées, qui rend plus rares les localités où l'Euprocte trouve les conditions de milieu qui lui sont nécessaires.

En ce qui concerne les localités de la Catalogne espagnole (la Junquera et Banyolas), leur position géographique, leur altitude très basse, inférieure à 200 mètres, m'obligent à faire des réserves à leur sujet; si la présence de l'Euprocte y était confirmée, il est probable que quelques particularités locales, telle que l'existence de sources froides, viendront expliquer cette apparente anomalie.

La distribution topographique d'*Euproctus asper* indique que cet animal a dû avoir, immédiatement après l'époque glaciaire, une aire de répartition plus étendue que celle qu'il occupe au-

jourd'hui, les changements climatologiques postérieurs à l'époque glaciaire ont entraîné la disjonction de son aire de répartition et sa localisation actuelle.

BEDRIAGA (1895) insiste sur cette distribution discontinue; en décrivant la var. *rugosa* découverte par lui au lac de Gaube, il fait allusion aux phénomènes de ségrégation qui peuvent en être la conséquence ⁽¹⁾.

Néanmoins, l'espèce m'a parue très stable, et la variété *rugosa* mise à part, les nombreux spécimens de provenances diverses que j'ai examinés ne m'ont montré que des différences trop légères pour pouvoir être systématisées.

On peut même se demander si la variété *rugosa*, qui elle se distingue facilement du type, est un résultat de la ségrégation, postérieur à l'établissement de la distribution actuelle; il est permis d'en douter, j'ai en effet retrouvé cette variété dans la région de Luchon et dans celle des Monts-Maudits, c'est-à-dire fort loin du lac de Gaube, où elle a été découverte; à moins d'admettre qu'elle a apparu avec les mêmes caractères en deux points distincts, on est plutôt conduit à la considérer comme une variété ancienne, ne persistant plus que dans les quelques points où elle est actuellement cantonnée.

⁽¹⁾ BEDRIAGA (1895, p. 154) : « Those lakes (Lac d'Oncet et lac de Gaube) and the same may be said of the greater number of lakes of the Pyrenean mountains, are perfectly isolated one from the other and it is therefore hardly possible that the newts of one of the lakes ever mix with those of the neighbourhood. »

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES ANATOMIQUES ET HISTOLOGIQUES

CHAPITRE II

ÉTUDE DE LA RÉGION CLOACALE

Pour justifier la réunion des trois espèces de Tritons pyrénéenne, corse et sarde dans un même sous-genre *Euproctus*, et pour les séparer des Tritons vrais, les auteurs ont invoqué divers caractères qui sont loin d'avoir tous la même valeur.

Le plus important est, à mon sens, d'ordre biologique : contrairement à ce qui a lieu chez les Tritons vrais, la fécondation chez les trois Euproctes est précédée d'un rapprochement très étroit des sexes; s'il est vrai qu'un rapprochement analogue s'observe aussi chez les Pleurodèles, il convient de remarquer qu'il s'exécute chez eux d'une manière très différente de celle des Euproctes.

Mais le taxinomiste, qui ne peut, bien souvent, étudier que des animaux morts, s'accommode assez mal de caractères qui ne soient pas tirés de la morphologie. On a donc cherché à distinguer les Euproctes par la présence, à la surface de leurs téguments, de tubercules cutanés; ce caractère n'a qu'une bien faible valeur, car des formations tégumentaires semblables se retrouvent chez les Pleurodèles et que, en outre, ces tubercules sont inexistants chez *E. montanus*, au moins à certains moments de son existence.

Le caractère tiré de la forme de la jambe postérieure des mâles est également insuffisant; chez *E. asper*, en effet, le mâle ne présente ni l'éperon ni l'aplatissement péronéal qui se trouvent, le premier chez *E. Rusconi*, le second chez *E. montanus*.

Il ne reste donc comme caractère morphologique commun, que l'aspect du mamelon cloacal qui affecte une forme tronconique ou presque tubuleuse soit dans les deux sexes (*E. Rusconii*), soit chez l'un d'eux seulement (mâle d'*E. montanus*, femelle d'*E. asper*).

Ce caractère morphologique implique-t-il une réelle affinité entre les trois formes? Tout récemment encore, BOULENGER (1917) a émis des doutes très sérieux à ce sujet, en indiquant que la disposition du cloaque pourrait être due à des phénomènes de convergence résultant du mode de vie analogue de ces trois formes.

L'étude anatomique et histologique de la région cloacale et de ses annexes permettra d'estimer plus exactement la valeur de ce caractère; il sera possible, en même temps, de mieux apprécier les relations entre les Tritons vrais et les Euproctes en comparant les dispositions constatées chez ces derniers avec ce que l'on connaît déjà chez les autres.

I. Historique.

Les premières observations sur les organes sexuels des Urodèles sont dues au français DU FAY (1729); depuis cette époque déjà lointaine, les travaux sur ce sujet se sont succédés en assez grand nombre, les principaux sont ceux de : RATHKE (1820), FINGER (1841), LEREBoullet (1848), DUVERNOY (1851); ce dernier travail mérite une mention particulière, c'est l'un des mémoires les plus importants sur le sujet qui nous occupe, il est accompagné d'une iconographie presque parfaite. Viennent ensuite, MARTIN-SAINT-ANGE (1856), SIEBOLD (1856), plusieurs passages des mémoires de LEYDIG (1876), R. BLANCHARD (1881); HEIDENHAIN (1890) donne un très important mémoire sur la topographie et l'histologie du cloaque et de ses annexes glandulaires chez les Tritons; profitant des progrès de la technique histologique, l'auteur complète le travail de DUVERNOY; ce mémoire forme, encore aujourd'hui, la base de nos connaissances sur ce sujet; sa publication a suscité les recherches de STIEDA (1891), V. ZUR MÜHLEN (1893) et DAUEN (1897).

En ce qui concerne plus particulièrement les Euproctes, rien n'a été publié sur l'histologie du cloaque d'*E. montanus* et, sauf une ligne de la note de R. BLANCHARD (1881, p. 10), il en

est de même pour *E. asper*; j'ai publié une courte note sur certains détails de structure du cloaque femelle de cette espèce, DESPAX (1921).

Le mémoire que WIEDERSHEIM (1875) a consacré à l'anatomie d'*E. Rusconii* ne contient que des renseignements très succincts sur la région cloacale.

H. MARA (1908) et A. D'AMICO (1908) ont publié deux courtes notes ayant trait, la première au cloaque mâle, la seconde au cloaque femelle d'*E. Rusconii*.

II. Matériel et méthodes.

J'ai utilisé pour mes études des individus d'*E. asper* pris par moi au lac d'Oncet, dans les environs de Bagnères-de-Bigorre et dans la région du lac d'Orédon. Les échantillons d'*E. montanus* proviennent de la vallée de la Restonica et de celle du Tavignano, en amont de Corte; je les ai capturés moi-même, en avril 1922. Les *Triton palmatus* dont je me suis servi comme type de comparaison ont été recueillis dans les environs immédiats de Toulouse.

Tous les individus étudiés étaient adultes et se trouvaient, au moment de la fixation, en période d'activité sexuelle.

Les animaux destinés à l'étude histologique ont été plongés vivants dans le liquide fixateur; je me suis servi, dans la plupart des cas, du formol picrique de Bouin; j'ai utilisé quelquefois le liquide au formol et acide chromique préconisé par MOREL et BASSAL (1909). J'ai préféré ne pas anesthésier les animaux avant de les fixer, l'emploi de la plupart des anesthésiques (éther, chloroforme) entraîne une abondante excrétion des produits glandulaires, ce qui modifie l'aspect histologique des glandes cutanées. J'ai également évité d'avoir recours à la décapitation précédant la fixation, elle a l'inconvénient de vider les vaisseaux sanguins qui se distinguent alors plus difficilement sur les coupes; l'emploi de la méthode brutale, à laquelle j'ai donné la préférence, évite ces divers inconvénients.

Quelques heures après la mort, les animaux sont tronçonnés et le liquide fixateur renouvelé; ces précautions assurent une fixation convenable.

La partie postérieure du tronc (régions pelvienne et cloacale) est débarrassée des membres postérieurs, sectionnés à leur base,

la queue est coupée en arrière du mamelon cloacal, le tronçon ainsi obtenu est décalcifié par l'acide formique à 10 %, inclus à la paraffine et débité tout entier en coupes sériees.

Cette méthode diffère de celle de HEIDENHAIN qui isole, par une dissection préalable, avant fixation, le mamelon cloacal et ses annexes; en procédant comme je l'indique, il est possible de conserver plus parfaitement les rapports du cloaque avec les organes voisins; en outre, l'orientation de la série de coupes est beaucoup plus aisée.

Quelques-unes de mes pièces, destinées surtout à l'étude topographique, ont été colorées en masse, avant inclusion, par l'hématoxyline au fer de Morel et Bassal. J'ai fait toutes les autres colorations sur lames, ce qui permet de les varier davantage; j'ai employé l'hématoxyline au fer de Benda, l'hémalum ou le glychémalum de Mayer, combinés soit avec l'éosine ou l'éosine-orange G., soit avec le mélange de Van Gieson, soit encore avec le mélange éosine-aurantia-bleu de Semichon. J'ai aussi utilisé la méthode au picro-bleu de Curtis après coloration nucléaire par la safranine formolée de Semichon. Pour l'étude de certains détails, j'ai eu recours au mucicarmin de Mayer et à la thionine phéniquée.

En plus des coupes faites sur *E. asper* et *E. montanus*, j'ai réalisé des séries de coupes sur *Triton palmatus*, animal qui avait été utilisé par HEIDENHAIN pour ses études, ces séries m'ont facilité la compréhension de l'important mémoire de cet auteur, elles m'ont montré l'exactitude de ses descriptions et elles m'ont aidé dans la comparaison à établir entre les Euproctes et les Tritons vrais.

Pour permettre de mieux apprécier les points de ressemblance ou les différences qui existent entre les Euproctes et les Tritons vrais, j'exposerai d'abord sommairement la constitution du cloaque de ces derniers, en prenant pour type *Triton palmatus* SCHN.; je me baserai, pour ce faire, sur le travail de HEIDENHAIN (1890); cet exposé servira d'étalon de comparaison et permettra de fixer, chemin faisant, la terminologie qui sera employée dans les descriptions ultérieures.

III. Région cloacale des Tritons vrais

(type : *Triton palmatus* SCHN.).

Chez les Tritons, le cloaque débouche à l'extérieur sur un mamelon à peu près hémisphérique, faisant saillie, ventralement, dans la région d'union du tronc et de la queue; ce mamelon est beaucoup plus saillant et plus développé chez le mâle que chez la femelle.

a) MALE

L'ouverture cloacale se présente comme une fente longitudinale, intéressant presque toute la longueur du mamelon, suivant une ligne médio-ventrale; cette fente est limitée par deux lèvres réunies vers l'avant par une commissure antérieure bien nette, en arrière les lèvres paraissent libres et ce n'est que par leur écartement forcé qu'il est possible de constater l'existence d'une commissure postérieure moins prononcée que l'antérieure.

L'écartement des lèvres permet de pénétrer dans la partie postérieure ou terminale du cloaque qu'HEIDENHAIN désigne sous le nom de chambre cloacale (Kloakalkammer); je préfère conserver, pour cette région du cloaque, le terme de vestibule employé par DUVERNOY ⁽¹⁾; outre son antériorité (1850), ce terme me paraît indiquer plus clairement la large communication de cette partie du cloaque avec l'extérieur. Le vestibule est limité latéralement et dorsalement par les parois du mamelon, il est tapissé intérieurement par une muqueuse plissée.

Dans la portion tout à fait postérieure du vestibule, au voisinage de la commissure postérieure se trouvent, sur les lèvres du cloaque, de longues papilles, très grêles, presque filiformes, bien visibles chez le mâle en amour; elles ont été décrites par LEYDIG (1876, p. 157) qui a découvert, à leur sommet, l'orifice excréteur de certaines glandes.

La cavité vestibulaire loge un organe volumineux, en forme de champignon, dont le pédicule, supérieur et légèrement excentri-

⁽¹⁾ DUVERNOY emploie le terme « vestibule génito-excrémentiel » dans un sens plus large et désigne à la fois sous ce nom la chambre cloacale et la portion terminale du canal cloacal.

que, se rattache à sa paroi dorsale. Cet organe, découvert par DU FAY (1729) a été revu, après lui, par la plupart des auteurs qui se sont occupés du cloaque des Urodèles, beaucoup d'entre eux, trompés par une fausse analogie, lui ont assigné un rôle dans une prétendue copulation ⁽¹⁾; DUVERNOY (1851) le décrit sous le nom de verge (p. 44) et admet l'existence d'un accouplement intime chez les Tritons (p. 54), malgré l'opinion contraire de SPALLANZANI et de RUSCONI. Cependant, dès 1856, MARTIN-SAINT-ANGE montre (pp. 107 et 118) que cet organe, imperforé, ne peut être une verge véritable; R. BLANCHARD (1881, p. 10), pour écarter toute idée d'assimilation avec un organe d'accouplement emploie, pour le désigner, le terme de papille cloacale; afin d'éviter toute confusion avec les papilles filiformes, signalées plus haut, je préfère user du mot pseudo-pénis, peu différent de l'expression « sogenannte Penis » employée par HEIDENHAIN dans son texte ⁽²⁾.

En avant du vestibule qui constitue sa portion postérieure, le cloaque offre une portion antérieure se reliant au rectum; cette région se présente comme un canal, à paroi interne plissée, logé dans l'épaisseur de la paroi dorsale du mamelon, je la désignerai sous le nom de canal cloacal (Kloakalrohr de HEIDENHAIN). Ce canal ne peut être étudié que par dissection ou sur coupes : sa limite antérieure est marquée par le point d'union de la vessie urinaire et du rectum; un peu en arrière de ce point, le canal reçoit les canaux uro-séminaux qui y débouchent au sommet de deux papilles faisant saillie dans sa lumière, ces deux papilles sont toujours séparées par un repli médian de la muqueuse.

A partir du débouché des canaux uro-séminaux, la muqueuse du canal présente deux bandes d'épithélium vibratile, placées l'une dorsalement, l'autre ventralement (dorsales et ventrales Flimmerfeld); le canal cloacal débouche sur la paroi dorsale du vestibule, au voisinage et en arrière de la racine du pseudo-pénis; au débouché du canal cloacal, la paroi dorsale du vestibule est creusée d'une profonde gouttière offrant sur les coupes la forme d'un T; elle est également tapissée par un épithélium vibratile (Flimmerrinne).

(1) LATASTE (1878, 1, 2-1881) passe en revue les divers modes de fécondation que les auteurs ont successivement attribués à ces Urodèles.

(2) Dans sa planche XI, HEIDENHAIN emploie le terme pénis.

Au cloaque ainsi constitué, est annexé un appareil glandulaire extrêmement riche, formé de tubules groupés en amas distincts, les uns entourent le canal cloacal, les autres sont situés dans l'épaisseur des parois du vestibule. Ces glandes ont fait, depuis RATHKE (1820), l'objet de nombreux travaux : FINGER (1841), LEYDIG (1853, 1876); elles sont bien étudiées dans l'important mémoire de DUVERNOY (1851) et dans celui de MARTIN-SAINT-ANGE (1856); le travail de HEIDENHAIN (1890) constitue une mise au point très précise du sujet, il est suivi de la thèse de V. ZUR MÜHLEN (1893).

Dans le complexe glandulaire cloacal, HEIDENHAIN distingue trois sortes de glandes confondues ou mal séparées par les auteurs qui l'avaient précédé :

1° Les glandes cloacales (Kloakaldrüsen), entourant la portion postérieure, vestibulaire, du cloaque; elles correspondent à la « prostate vestibulaire » de DUVERNOY, aux « glandulae mucosae » de FINGER, aux « Afterdrüsen » de RATHKE; elles constituent la masse principale des lèvres cloacales, leurs conduits débouchent sur la face interne des parois du vestibule. Le terme de glandes vestibulaires me paraît devoir être préféré à celui de glandes cloacales qui a l'inconvénient de désigner une partie seulement du complexe glandulaire cloacal par un vocable qui s'applique logiquement à l'ensemble.

2° Les glandes abdominales (Bauchdrüsen), correspondant à la « prostate abdominale » de DUVERNOY, leur masse principale se place en avant du vestibule, dans la cavité abdominale et autour du canal cloacal, leurs conduits aboutissent en arrière dans la région de la commissure postérieure des lèvres du cloaque, ils s'ouvrent au sommet des papilles filiformes placées dans cette région; HEIDENHAIN leur assigne une origine ectodermique.

3° Les glandes du bassin (Beckendrüsen), voisines des précédentes et souvent confondues avec elles, sous le terme commun de « glandes pelviennes », « glandulae pelvis » de FINGER; elles correspondent à la « prostate pelvienne » de DUVERNOY, leurs conduits s'ouvrent dans le canal cloacal, dans la région du champ vibratile dorsal; HEIDENHAIN leur assigne une origine endodermique.

Les premiers auteurs, RATHKE, LEYDIG, ont rapproché ces glandes de la prostate des Vertébrés supérieurs et les termes employés

par DUVERNOY pour désigner les diverses parties du complexe glandulaire montrent clairement qu'il adopte cette façon de voir; les auteurs plus récents s'y sont, au contraire, opposés.

Seules les glandes du bassin ont, peut être, un rôle comparable à celui de la prostate et leur produit sert-il à la dilution du sperme, BLANCHARD (1881, p. 39). Quant aux autres, il ne paraît pas douteux que leur sécrétion ne serve à l'édification du spermatophore, ces glandes remplissent donc une fonction très particulière, sans aucune analogie avec celle de la prostate, HEIDENHAIN (1890, p. 207, note 1). Dans la formation du spermatophore, le rôle principal semble être dévolu aux glandes vestibulaires; il est plus difficile de déterminer le rôle exact des glandes abdominales. V. ZUR MÜHLEN (1893, p. 59) émet, à ce sujet, une hypothèse ingénieuse et d'ailleurs fort plausible : étant donné la position très reculée de leurs pores excréteurs, la sécrétion des glandes abdominales ne peut atteindre le paquet spermatique qu'à sa sortie du vestibule, alors que le spermatophore est déjà constitué; elles le recouvriraient, au passage, d'un enduit plus ou moins fluide, qui mettrait les spermatozoïdes à l'abri de l'action nocive que l'eau exerce sur eux.

b) FEMELLE

Le mamelon cloacal, placé dans la même position que chez le mâle, est plus réduit, moins saillant que chez ce dernier; cette différence tient à l'absence ou à l'extrême réduction de l'appareil glandulaire qui, chez le mâle, forme la masse principale des lèvres cloacales et cause leur turgescence.

On retrouve, chez la femelle, la même division du cloaque en une région antérieure, tubuleuse, ou canal cloacal, et une région postérieure élargie, ou vestibule, communiquant avec l'extérieur par la fente cloacale.

Un peu en arrière du point d'union de la vessie urinaire et du rectum, le canal cloacal reçoit les oviductes qui s'ouvrent chacun au sommet d'une papille analogue à celle qui entoure, chez le mâle, le débouché des canaux uro-séminaux.

Le vestibule, moins vaste que celui du mâle, ne contient aucune formation analogue au pseudo-pénis, ses parois internes sont tapissées par une muqueuse plissée, un pli médian, dorsal, paraît constant.

La différence essentielle qui sépare le cloaque femelle du cloaque mâle réside dans l'absence ou l'extrême réduction des annexes glandulaires : les glandes vestibulaires n'existent pas ici, par contre, HEIDENHAIN a découvert quelques tubules glandulaires, en nombre variable suivant les individus, et qui sont, d'après lui, les homologues, non fonctionnels, des glandes abdominales des mâles; il les désigne sous le nom de glandes « rudimentaires »; l'existence de ces glandes, mise en question par STIEDA (1891, p. 34), a été démontrée par DAUEN (1897) qui en a donné une bonne étude.

Dans la partie dorsale de la région antérieure du vestibule débouchent, au sommet de petites papilles, toute une série de tubules qui, au moment de la reproduction, se montrent remplis de spermatozoïdes, leur ensemble forme un véritable *receptaculum seminis* découvert par V. SIEBOLD (1858), après avoir été aperçu par RATHKE (1820) et par LEYDIG (1853), qui n'en avaient pas reconnu la véritable nature ⁽¹⁾.

La position occupée par ces tubules pourrait conduire à les homologuer aux glandes du bassin des mâles, mais en raison de leur rôle très spécial et en l'absence de toute sécrétion, cette homologie reste des plus douteuse, de l'avis même de HEIDENHAIN (1890, p. 180, note 2); il semble donc possible de considérer l'ensemble de ces tubules comme un annexe caractéristique du cloaque de la femelle et propre à ce sexe.

IV. Région cloacale des Euproctes.

Les différences de structure de la région cloacale des trois Euproctes obligent à un exposé distinct pour chacun d'eux; afin de faciliter la comparaison entre les trois espèces, je décrirai d'abord la région cloacale des mâles pour passer ensuite à l'examen de cette même région chez les femelles.

(1) Il est étrange de voir un organe découvert depuis si longtemps, et dont la fonction ne laisse aucune place au doute, méconnu par un auteur moderne comme ZIEGLER (1902) qui écrit dans son Traité du développement des Vertébrés inférieurs, p. 239 : « Bei den Urodelen Amphibien..... das Sperma erhält sich dann lange Zeit in der Falten der Kloake und befruchtet die aus den Oviducten austretenden Eier. »

Région cloacale des mâles.

EUPROCTUS ASPER DUGÈS.

a) FORMES ET DIMENSIONS DU MAMELON CLOACAL

Examiné par la face inférieure (Fig. 1), le mamelon cloacal apparaît comme un coussinet à contour vaguement pentagonal, faisant saillie au-dessous de la racine de la queue; le côté basal du pentagone se confond vers l'avant avec la région pubienne, à droite et à gauche les deux autres côtés sont nettement délimités par un pli qui les sépare de la portion basilaire postérieure de la cuisse; les derniers côtés, curvilignes, se rejoignent en arrière, suivant une ligne à laquelle fait suite la marge inférieure de la queue.

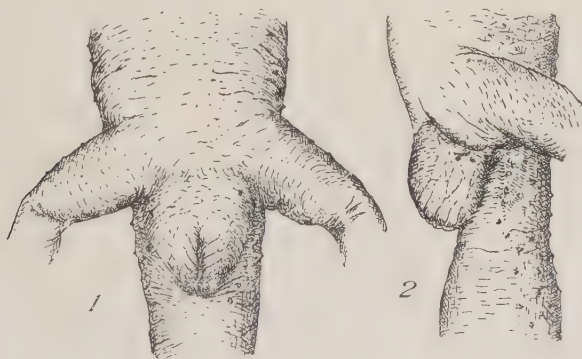


FIG. 1 et 2. — *Euproctus asper*, mâle. — 1. Mamelon cloacal, face ventrale. — 2. (*Idem*), vue latérale.

Les dimensions du mamelon mesurées sur un individu de 112 mm. de longueur totale, sont les suivantes :

Longueur	7 mm.
Largeur maxima.....	5 mm.
Hauteur maxima.....	4 mm.
Longueur de la fente cloacale.....	3,5 mm.

Le mamelon cloacal présente une face ventrale presque plate en son milieu et en avant, convexe en arrière; elle se relie par une

courbe régulière avec les faces latérales qui viennent s'appuyer dorsalement sur la partie basilaire de la queue dont un pli les sépare (Fig. 2); les faces latérales convergent vers l'arrière en formant les lèvres de l'ouverture cloacale, celle-ci affecte la forme d'une fente longitudinale, elle n'intéresse pas le mamelon tout entier et est limitée à sa moitié postérieure. Sur l'animal vivant, la fente cloacale est linéaire et ses bords, strictement appliqués l'un contre l'autre, ne laissent rien apercevoir du vestibule; chez les individus conservés en collection elle est, en général, légèrement béante; elle est inclinée d'avant en arrière, de telle sorte que l'ouverture cloacale n'est pas ventrale mais bien nettement orientée vers l'arrière.

La commissure antérieure des lèvres du cloaque occupe sur le mamelon une position plus reculée vers l'arrière que chez les Tritons vrais; elle est très épaisse et les lèvres, à son niveau, se laissent difficilement écarter l'une de l'autre; en arrière, la commissure postérieure forme une sorte de pont assez étroit séparant l'ouverture cloacale de la base de la queue; au voisinage de la commissure postérieure se placent quelques papilles qui représentent les papilles filiformes des Tritons, mais moins grêles et moins longues qu'elles.

Les téguments qui recouvrent le mamelon ne diffèrent guère de ceux des faces ventrale et latérales du corps, ils ont le même aspect et la même pigmentation; cependant, la face ventrale du mamelon est moins pigmentée dans sa région antérieure; elle est marquée d'un pointillé blanchâtre dû aux glandes cutanées que l'on aperçoit par transparence; elle présente un réseau de plis anastomosés dans les mailles duquel débouchent les canaux excréteurs de ces glandes; les faces latérales sont plus pigmentées et leur couleur foncière se rapproche de celle des côtés de la queue; elles sont également parcourues par des sillons dont certains, plus marqués, sont perpendiculaires aux bords de la fente cloacale; un écartement modéré des lèvres cloacales montre que ces sillons se continuent sur leur face interne en devenant plus profonds; ils délimitent sur le bord libre des lèvres, une série de papilles mousses plus ou moins distinctes, suivant les individus. Chez quelques individus, mais non chez tous, la région antéro-latérale du mamelon porte un petit nombre de tubercules cutanés peu élevés.

b) TOPOGRAPHIE ET HISTOLOGIE DE LA RÉGION CLOACALE

Le cloaque d'*Euproctus asper*, comme celui des Tritons, présente la même division naturelle en deux régions : canal cloacal, antéro-supérieur et vestibule postéro-inférieur.

1. Canal cloacal.

L'union de la vessie urinaire et du rectum constituant le canal cloacal, se fait un peu en arrière de l'ischio-pubis (Fig. 5, *k*) ; en ce point, le canal est entouré par les culs-de-sac péritonéaux postérieurs de la cavité abdominale ; il se dirige ensuite de ce point vers l'arrière, suivant une ligne légèrement oblique vers le bas, en s'enfonçant dans les tissus du mamelon ; il se trouve alors placé dans l'épaisseur du plafond du vestibule ; sa partie terminale traverse obliquement cette paroi pour venir déboucher sur la ligne médiane du plafond vestibulaire, immédiatement en arrière du pédicule du pseudo-pénis (Fig. II) (1).

Dans sa portion tout à fait antérieure (Fig. 5), le canal cloacal (*k*) se présente comme un tube aplati latéralement, à section ovale, à grand axe dorso-ventral ; sa lumière, limitée par une muqueuse fortement plissée, se divise nettement en deux portions superposées : la supérieure, faisant suite au rectum, peut être désignée sous le nom de gouttière rectale, l'inférieure, continuant la vessie, constitue la gouttière vésicale ; une étroite fente réunit ces deux gouttières.

La paroi du canal est formée de plusieurs couches cellulaires concentriques ; la plus interne consiste en un épithélium muqueux simple, limitant la lumière, il est assez plat et à noyaux arrondis dans la gouttière rectale, plus haut et à noyaux ovoïdes dans la gouttière vésicale, les cellules caliciformes à mucus, très abondantes dans la muqueuse du rectum, font ici entièrement ou presque entièrement défaut.

La muqueuse est entourée d'une sous-muqueuse conjonctive peu épaisse. Une couche de fibres musculaires lisses, circulaires, entoure les deux précédentes ; elle est plus épaisse dans la région

(1) Les figures numérotées en chiffres romains sont celles des planches hors texte.

dorsale du canal. Quelques faisceaux ou bandelettes de fibres musculaires lisses longitudinales recouvrent les fibres circulaires en formant une dernière couche externe, discontinue.

Un peu en arrière du point d'union de la vessie et du rectum, le canal cloacal reçoit les canalicules uro-séminaux; ils débouchent sur deux papilles au fond de deux étroites gouttières de la partie rectale du canal (Fig. I et 6); un pli médian de la paroi sépare ces deux gouttières l'une de l'autre. De ce point, les spermatozoïdes peuvent refluer vers l'amont et j'ai constaté leur présence jusque dans le rectum lui-même; par contre, je n'en ai pas aperçu dans la vessie, où DUVERNOY (1851, p. 35) les a rencontrés; cet auteur admet le mélange normal de l'urine et des spermatozoïdes (p. 62), suivant en cela une opinion antérieurement émise par PRÉVOT et DUMAS (1824, p. 180), à propos de la Grenouille verte. La présence de spermatozoïdes jusque dans le rectum ne me paraît pas normale; arrivés là, ils ne peuvent que se mélanger avec les fèces et être ensuite rejetés avec eux à l'extérieur; leur remonté, dans cette région, semble devoir être attribuée aux contractions musculaires violentes survenues au moment de la fixation de l'animal.

Au voisinage du point où les canalicules uro-séminaux débouchent dans le canal cloacal, ce dernier est surmonté par un massif cellulaire que HEIDENHAIN (1890, p. 190; Taf. XI, fig. 12, 13) décrit et figure sous le nom de « *Ganglion dorsale masculinum* » (Fig. I, x), sans d'ailleurs se prononcer sur sa nature, tout en indiquant, d'un mot, qu'il s'agit peut être d'une glande surrénale.

Le canal, en se dirigeant vers l'arrière, se rapproche de la racine du pseudo-pénis; il devient graduellement cylindrique; les gouttières rectale et vésicale se confondent peu à peu; sur coupes transversales (Fig. 7), la lumière du canal, limitée par les plis de la muqueuse, présente, le plus souvent, l'aspect d'une étoile à six branches principales; sur sa paroi interne, la muqueuse forme un pli dorsal et un pli ventral, médians, qui restent constants. A une certaine distance en arrière des papilles uro-séminales, ces deux plis sont couverts d'un épithélium vibratile, à cellules prismatiques plus hautes que celles qui tapissent les autres régions du canal; à mesuré que l'on se rapproche de l'arrière, ces deux plis augmentent de hauteur et de largeur, de telle sorte que la lumière du canal prend, sur coupe, la forme de la lettre H; ces deux plis correspondent au champs ciliés

dorsal et ventral de HEIDENHAIN; enfin, peu avant de déboucher dans le vestibule, le canal (Fig. 8, *k*) présente, dorsalement, une large gouttière en T, tapissée, elle aussi, d'épithélium vibratile; c'est la portion tout à fait antérieure de la « gouttière ciliée » (Flimmerrinne) (Fig. II et 9, *g*), au fond de laquelle le canal cloacal débouche dans le vestibule.

2. Vestibule cloacal.

La portion postérieure du cloaque communique largement avec l'extérieur par la fente cloacale; l'écartement des lèvres qui la bordent permet l'examen de la cavité vestibulaire, mais la position de la commissure antérieure, placée plus en arrière que chez les Tritons vrais, ne permet d'apercevoir aisément que la région postérieure du vestibule; pour le voir en son entier, il est nécessaire de prolonger vers l'avant la fente cloacale en incisant la commissure antérieure; on réalise ainsi, par dissection, une disposition voisine de celle que présentent naturellement les Tritons vrais.

En écartant les lèvres cloacales et les bords de l'incision, on met en évidence toute la cavité vestibulaire : elle est limitée latéralement par la face interne des lèvres et, en arrière, par leur commissure postérieure; la face interne des parois du vestibule est creusée de sillons profonds, continuation de ceux qui parcouraient les téguments de leur face externe.

La cavité vestibulaire se montre occupée, dans sa plus grande partie, par un pseudo-pénis très volumineux qui masque presque complètement le plafond de la cavité; cet organe est fortement aplati, non pigmenté, relié par un pédicule antérieur au plafond du vestibule; il forme une sorte de languette libre en arrière, son bord postérieur est très nettement échancré.

Autour du pseudo-pénis, la cavité vestibulaire apparaît comme un profond sillon en U, à branches dirigées vers l'avant; ce sillon est limité intérieurement par les bords du pseudo-pénis, extérieurement par les parois du vestibule, postérieurement par la commissure postérieure.

Il faut soulever le pseudo-pénis pour pouvoir apercevoir la paroi dorsale du vestibule; on constate alors qu'elle est creusée sur sa ligne médiane par une profonde gouttière qui s'étend du voisinage de la commissure postérieure jusqu'au pédicule du

pseudo-pénis, sous lequel elle s'enfonce, pour se relia au canal cloacal qui débouche en ce point de la paroi dorsale du vestibule.

3. Cavité vestibulaire.

L'étude de séries de coupes transversales pratiquées dans le mamelon, permet de compléter cet examen préliminaire.

En suivant les coupes depuis la partie antérieure du mamelon jusqu'en arrière, on constate les dispositions suivantes :

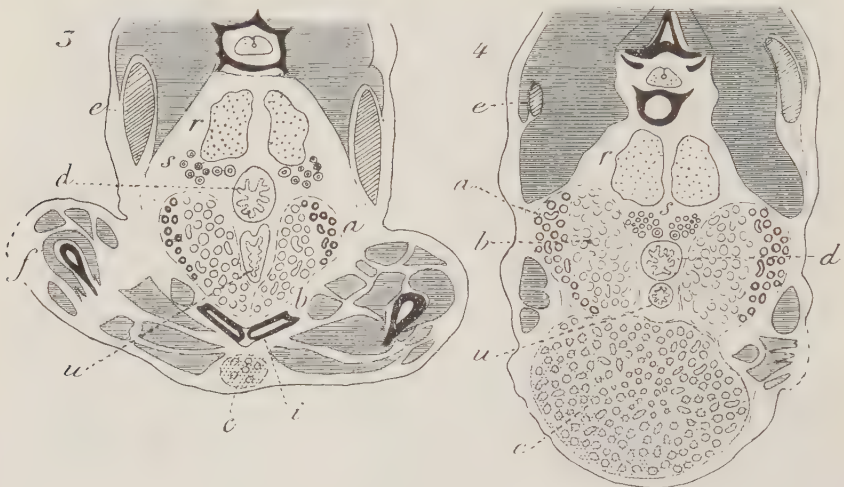


FIG. 3 et 4. — *Euproctus asper*, mâle. Coupes transversales du tronc et du mamelon cloacal; région anté-cloacale. (Ces coupes et les suivantes s'échelonnent dans le sens antéro-postérieur.) — 3. Coupe passant dans la région postérieure de la ceinture pelvienne. — 4. Coupe passant un peu en arrière de la ceinture pelvienne et en arrière de l'insertion des membres postérieurs. — *a.* Glandes abdominales; *b.* glandes du bassin; *c.* glandes vestibulaires; *d.* rectum; *e.* iléon; *f.* fémur; *i.* ischio-pubis; *r.* reins; *s.* conduits uro-séminaux; *u.* vessie urinaire. (La musculature striée du tronc et des membres est indiqué par le grisé horizontal; le pointillé marque le massif musculo-conjonctif contenant les glandes vestibulaires et constituant avec elles la masse du mamelon cloacal.)

Dans la partie antérieure du mamelon, la cavité vestibulaire forme un profond cul-de-sac (cul-de-sac antérieur) (Fig. 5 à 7, *v*) qui creuse les tissus du mamelon au-dessus et en avant de la commissure antérieure; en raison de la position de cette commissure, placée plus en arrière que chez les Tritons vrais, le cul-de-sac antérieur est beaucoup plus vaste et plus profond chez l'*Euproctus* que chez les Tritons; il parvient en avant jusqu'au niveau

du point d'union de la vessie et du rectum, c'est-à-dire jusqu'au début du canal cloacal placé au-dessus du plafond du vestibule (Fig. 5).

La face interne des parois du cul-de-sac antérieur sont très fortement plissées; les plis sont surtout développés dans la région inférieure (Fig. 7).

Ce cul-de-sac loge la portion antérieure du pseudo-pénis (*p*) et la majeure partie de son pédicule.



Fig. 5 et 6. — *Euproctus asper*, mâle. Coupes transversales du tronc et du mamelon cloacal; région cloacale antérieure. — 5. Coupe passant au point d'union de la vessie et du rectum: début du canal cloacal (*k*). — 6. Coupe passant un peu en arrière du débouché des canaux uro-séminaux dans le canal cloacal; *p*, pseudo-pénis; *v*, cul-de-sac antérieur du vestibule.

Dans la région moyenne du mamelon (Fig. II et 8), la cavité vestibulaire forme une chambre large et basse, partagée en deux étages par le pseudo-pénis (*p*) très aplati; l'étage supérieur, dorsal, contient en avant une partie du pédicule du pseudo-pénis, plus en arrière (Fig. 9) elle présente la profonde gouttière dorsale (*g*) déjà signalée; l'étage inférieur, ventral, communique avec l'extérieur par la fente cloacale (*o*). Dans cette région, la cavité vestibulaire est, dans son ensemble, moins vaste que celle des Tritons vrais (Comparer les figures 8 et 9 avec HEIDENHAIN, 1890, Taf. XI, fig. 9, 10).

Dans la région postérieure du mamelon (Fig. 10), la cavité



FIG. 7 à 10. — *Euproctus asper*, mâle. Coupes transversales de la queue et du mamelon cloacal. — 7. Coupe passant un peu en avant de la commissure antérieure des lèvres. — 8. Coupe passant un peu en arrière de la commissure antérieure des lèvres. — *l*. Lèvres cloacales; *o*. fente cloacale. — 9. Région moyenne du vestibule; *g*. gouttière ciliée faisant suite au canal cloacal; *p*. portion postérieure libre et aplatie du pseudo-pénis; *v*. cavité vestibulaire. — 10. Région postérieure du mamelon et du vestibule; *a'*. collets des glandes abdominales; *p*. lobes postérieurs du pseudo-pénis; *v'*. culs-de-sac postérieurs du vestibule.

vestibulaire envoie dans l'épaisseur des lèvres deux diverti-

cules (*v'*) qui forment les culs-de-sac postérieurs; ceux-ci contiennent chacun l'un des lobes latéraux du bord postérieur du pseudo-pénis (*p*), fortement échancré en son milieu. Entre les lèvres, la gouttière dorsale (*g*) se continue directement par la fente cloacale, le vestibule est alors réduit à un sillon d'autant moins profond que l'on se rapproche davantage de la commissure postérieure.

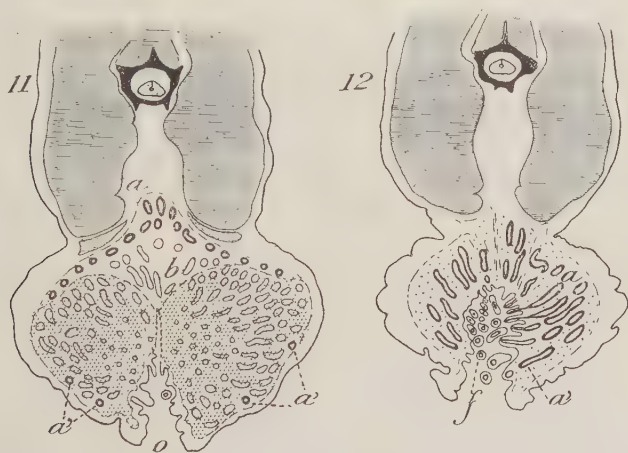


FIG. 11 et 12. — *Euproctus asper*, mâle. Coupes transversales de la queue et du mamelon cloacal; région postérieure. — 11. Coupe passant un peu en avant de la commissure postérieure des lèvres. — 12. Coupe passant dans la région de la commissure postérieure des lèvres; *f*. papilles filiformes traversées axialement par les canaux excréteurs (*a'*) des glandes abdominales (*a*).

4. Parois du vestibule.

Les parois latérales et la paroi ventrale du vestibule sont constituées par la masse des tissus compris entre les téguments externes et le revêtement interne de la cavité cloacale; ces tissus comprennent de très nombreuses glandes que je décrirai plus loin et une riche musculature de fibres lisses. La paroi dorsale est formée par les mêmes tissus interposés entre le revêtement interne du cloaque et la musculature striée du tronc et de la queue.

5. Revêtement interne de la cavité vestibulaire.

Le revêtement interne consiste en un épithélium de nature et d'aspect variable, suivant les régions du vestibule.

La région antérieure tout entière est tapissée par une muqueuse formée d'un épithélium simple.

Dans la région moyenne, ce même épithélium recouvre le plafond et une grande partie des parois latérales.

Dans la région postérieure, cet épithélium se retrouve dans les culs-de-sac postérieurs et au fond du sillon vestibulaire.

D'après HEIDENHAIN, cette muqueuse est d'origine endodermique.

Les cellules de cette muqueuse varient beaucoup d'aspect; elles sont hautes, prismatiques, à noyaux basilaires en beaucoup de points du plafond, en particulier au voisinage du pédicule du pseudo-pénis, ainsi que dans les culs-de-sac postérieurs; elles sont plus basses ailleurs; en outre, l'épithélium est cilié dans la gouttière dorsale et en quelques points du plafond voisins de cette gouttière.

La sous-muqueuse conjonctive est tellement réduite que l'épithélium paraît reposer directement sur la musculature lisse sous-jacente, ainsi que l'affirme V. Z. MÜHLEN (1893, p. 22) chez l'*Axolotl*; cependant, l'emploi du Van Gieson ou du Picro-bleu de Curtis m'a toujours permis d'apercevoir quelques fibrilles conjonctives extrêmement ténues, interposées entre la muqueuse et la musculature lisse; l'extrême réduction de cette sous-muqueuse explique qu'elle ait pu passer inaperçue de V. Z. MÜHLEN.

Autour de la fente cloacale, les lèvres sont recouvertes à l'extérieur par la peau; le derme est mince, il contient quelques petites glandes cutanées, presque toutes du type granuleux, avec quelques très petites glandes du type muqueux; l'épiderme porte à sa surface quelques protubérances épidermiques ⁽¹⁾.

Une duplication des téguments se produit autour de la fente cloacale, sur le bord libre des lèvres, et la peau se raccorde sur leur face interne avec la muqueuse vestibulaire; le raccord de l'épithélium ectodermique et de l'épithélium endodermique se fait graduellement; toute la portion de la face interne des lèvres bordant la fente cloacale, constitue une zone de transition où l'épithélium, multistratifié, diffère à la fois de l'épiderme et de la muqueuse interne. Il se distingue du premier par l'absence du *stratum corneum*, qui disparaît assez brusquement sur la ligne de duplication; en outre, les noyaux sont arrondis, même dans

(1) Voir *infra*, p. 103, la description de ces productions épidermiques.

l'assise la plus superficielle. Il se différencie de la muqueuse interne par le nombre de ses assises cellulaires et par le fait qu'il repose sur une couche relativement épaisse de tissu conjonctif faisant suite au derme et contenant, comme lui, des amas pigmentaires bien visibles.

6. Le pseudo-pénis.

Le pseudo-pénis (*p*), placé dans le vestibule comme il a été dit plus haut est, dans son ensemble, plus aplati que chez les Tritons vrais; chez ces derniers, R. BLANCHARD lui assigne, sur coupes, l'aspect « d'une pique de carte à jouer », comparaison qui rend assez bien compte de sa forme; chez *E. asper*, le pseudo-pénis, dans toute sa portion libre, est en forme de languette très plate (Fig. II et 9).

La masse de cet organe est formée d'un réticulum de tissu conjonctif traversé par de nombreux faisceaux de fibres musculaires lisses; les faisceaux de la musculature lisse du plafond vestibulaire passent dans le pédicule du pseudo-pénis pour diverger ensuite dans sa masse et s'y épanouir en éventail.

Le revêtement du pseudo-pénis consiste en un épithélium simple, à cellules très minces, aplaties, nettement différent de l'épithélium qui constitue partout ailleurs la muqueuse du vestibule.

7. Les glandes annexes.

On retrouve, chez *E. asper*, les trois types de glandes distingués par HEIDENHAIN chez les Tritons vrais; ces glandes contractent, avec le cloaque et avec les organes voisins, les mêmes rapports que chez les Tritons.

Toutes les glandes cloacales sont constituées par des tubules glandulaires, plus ou moins flexueux, groupés en amas distincts.

Un premier groupe glandulaire, que l'on peut désigner sous le nom de complexe pelvien, comprend à la fois les glandes abdominales (*a*) et les glandes du bassin (*b*). La portion antérieure de ce complexe est formée de deux lobes symétriques, logés dans la partie postérieure de la cavité abdominale (Fig. 3, 4); sa portion postérieure est placée dorsalement au-dessus de la cavité vestibulaire, dont elle contribue à former le plafond (Fig. 9 à 11); les lobes antérieurs dépassent en avant le niveau de la ceinture

pelvienne, ils flanquent à droite et à gauche le rectum (*u*) et la vessie (*d*) et, plus en arrière, le canal cloacal (*k*) qui leur fait suite.

Un second groupe glandulaire comprend uniquement les tubules des glandes vestibulaires (*c*), leur ensemble constitue la masse principale des parois latérales et dorsale du vestibule.

a) *Glandes abdominales*. — Les glandes abdominales sont composées de tubules qui se terminent en culs-de-sac dans la région antérieure des lobes du complexe pelvien; partant de cette région, les tubules suivent un trajet antéro-postérieur en occupant d'abord la face externe des lobes (Fig. 3 à 7), dont la portion interne est formée par les tubules des glandes du bassin (*b*); plus en arrière, dans la région moyenne du mamelon, après que les lobes pelviens se sont réunis en une masse unique surmontant la cavité vestibulaire, les glandes abdominales arrivent graduellement à recouvrir les glandes du bassin en se réunissant au-dessus d'elles sur la ligne médio-dorsale (Fig. 8 et 9). En poursuivant leur trajet vers l'arrière, les tubules viennent déboucher dans la région postérieure du mamelon, au sommet des papilles filiformes traversées axialement par leur canal excréteur (Fig. 12, *f*).

Les tubules des glandes abdominales présentent à considérer une portion sécrétrice et une portion excrétrice; entre les deux, s'intercale une portion intermédiaire que l'on peut désigner sous le nom de collet glandulaire.

La portion sécrétrice se présente comme un tube à parois très minces, formées d'un épithélium glandulaire interne et d'une tunique conjonctive externe; l'épithélium glandulaire est très plat, les noyaux de ses cellules sont arrondis ou légèrement ovales, ils fixent intensément les divers colorants nucléaires. La tunique conjonctive est extrêmement mince. Le diamètre externe des tubules est, en moyenne, de 90 μ , en variant entre 110 et 80 μ , le diamètre de la lumière est compris entre 100 et 60 μ , la dimension moyenne étant de 70 μ .

La lumière du tubule est entièrement remplie par le produit sécrété; celui-ci est très homogène, sans granulations distinctes; il se colore en rose clair par l'éosine, en jaune citron clair par le Van Gieson.

Le collet glandulaire est constitué par la portion du tubule faisant suite à la précédente; il s'en distingue par un diamètre

externe plus faible et par un épaississement de la paroi, dû à l'augmentation en hauteur des cellules de l'épithélium interne, la tunique conjonctive restant très mince; la lumière est, en conséquence, relativement plus réduite que celle de la portion antérieure de la glande; le diamètre extérieur est, en moyenne, de 60 μ , la lumière de 25 à 30 μ .

Les collets glandulaires se placent dans la région latérale du complexe pelvien; quelques-uns se détachent de ce complexe et se glissent latéralement, sous la paroi externe du mamelon, entre le derme et la masse glandulaire du vestibule (Fig. 9 à 11, *a'*), les autres parvenus dans la région tout à fait postérieure du mamelon, contournent la partie terminale de la glande du bassin, s'infléchissent vers le bas et arrivent ainsi à la base des papilles filiformes; le diamètre du tubule diminue alors très notablement, en formant un canal excréteur qui traverse la papille suivant son axe.

Les papilles filiformes (Fig. 12, *f*), placées au voisinage de la commissure postérieure, se présentent comme une évagination du revêtement interne du bord des lèvres; elles dérivent de l'épithélium de transition formant passage de la peau à la muqueuse; les coupes transversales des papilles les montrent formées d'une couche externe épithéliale entourant une longue papille dermique interne traversée suivant son axe par le canal excréteur d'une glandule abdominale.

Vers la base de la papille, l'enveloppe épithéliale comprend plusieurs assises de cellules, en tout semblables à celles de l'épithélium de transition qui leur donne naissance; à mesure que l'on se rapproche du sommet, le nombre des assises épithéliales diminue; il se réduit d'abord à deux, puis à une seule; la papille dermique interne est assez épaisse à la base, elle contient des amas pigmentaires et quelques boucles capillaires, elle se réduit vers le sommet.

Le canal excréteur qui traverse la papille a un diamètre extérieur d'environ 30 μ ; il est formé, comme les autres portions du tubule glandulaire, d'un épithélium interne et d'une tunique conjonctive; les cellules de l'épithélium sont cubiques, assez volumineuses, à gros noyaux arrondis; elles limitent une lumière étroite qui ne mesure plus, au voisinage du pore excréteur, que 8 à 10 μ de diamètre; en ce point, la lumière n'est pas toujours régulièrement circulaire, elle présente souvent un aspect étoilé,

A la base et dans la partie moyenne de la papille, la tunique conjonctive propre du canal excréteur se laisse facilement distinguer des tissus conjonctifs interposés entre le canal et l'épithélium externe de la papille; au sommet, dans le voisinage du pore excréteur, cette distinction devient impossible; sur une coupe pratiquée dans cette région, la papille apparaît comme un tube à double paroi épithéliale, l'une interne et l'autre externe, séparée l'une de l'autre par une très mince couche conjonctive.

b) *Glandes du bassin.* — Ces glandes ont la même structure que les précédentes; elles sont formées de tubules glandulaires dont la masse occupe, en avant, la face interne des lobes antérieurs du complexe pelvien (Fig. 3 à 7, b); réunis plus loin en arrière en une masse glandulaire unique, les tubules des glandes du bassin constituent une partie du plafond du vestibule (Fig. 8 à 11).

Ces glandes diffèrent des glandes abdominales par les caractères de leur épithélium sécréteur et par la position de leurs pores excréteurs.

L'épithélium sécréteur est formé de cellules cubiques ou prismatiques, à noyaux basilaires; leur protoplasma paraît vacuolaire dans la partie de la cellule qui borde immédiatement la lumière du tubule; en raison de la hauteur des cellules sécrétrices, la lumière des tubules est plus réduite que celle des glandes abdominales: le diamètre extérieur des tubules varie entre 120 et 90 μ , avec une moyenne de 95 μ environ; la lumière a 40 μ en moyenne.

Le produit de sécrétion remplit entièrement la lumière du tubule; il est nettement granuleux; l'éosine le colore en rose moins vif que le produit des glandes abdominales, le Van Gieson le colore en verdâtre.

A mesure que l'on se rapproche du canal excréteur, le diamètre du tubule diminue, il se réduit graduellement à 60 μ environ, l'épithélium interne perd ses caractères d'épithélium sécréteur, le protoplasma des cellules ne présente plus de zone vacuolaire, mais ces modifications se font par une gradation tellement insensible qu'il est difficile de limiter dans le tubule la région du collet glandulaire.

Le canal excréteur, au contraire, est nettement distinct des portions précédentes du tubule; son diamètre est réduit.

L'épithélium interne est tellement plat qu'il peut être regardé comme un endothélium; appliquées directement sur cet endothélium, des fibres musculaires lisses se disposent en anneau autour du canal excréteur.

Les canaux des glandes du bassin traversent la paroi dorsale du canal cloacal, ainsi que le plafond du vestibule; leurs pores excréteurs s'ouvrent dans la portion postérieure du canal cloacal sur la bandelette ciliée dorsale (Fig. 8) et au fond de la gouttière ciliée (*g*) qui fait suite au canal sur la ligne médiane du plafond vestibulaire (Fig. II, 9, 10).

c) Glandes vestibulaires. — Les tubules qui constituent ces glandes (*c*) sont placés dans l'épaisseur des parois du vestibule; ils forment la masse principale des tissus du mamelon cloacal. Les tubules glandulaires convergent vers la cavité vestibulaire, leur portion sécrétrice terminée en cul-de-sac est située vers l'extérieur, leur canal excréteur se rapproche de la muqueuse du vestibule en traversant la musculature striée qui l'entoure; si l'on examine une coupe transversale de la région moyenne du mamelon (Fig. I et II), on distingue très aisément deux zones dans l'épaisseur des parois du vestibule, la plus externe placée sous le derme est formée par les portions sécrétrices des glandes vestibulaires (*c*), séparées les unes des autres par un lacs de fibrilles conjonctives assez lâche; la zone interne comprend les canaux excréteurs (*c'*) plongés dans un massif de fibres musculaires lisses. Ces canaux excréteurs traversent la muqueuse du vestibule et débouchent dans la cavité cloacale; quelques-uns de ces canaux, appartenant à des tubules situés dans le plafond du vestibule, traversent le pédicule du pseudo-pénis et débouchent à sa surface.

Les glandes vestibulaires se distinguent aisément des deux autres types de glandes cloacales, non seulement par leur position différente, mais encore par les caractères de leur épithélium glandulaire et par la nature de leur produit.

L'épithélium glandulaire est plat, les cellules présentent un noyau parfois arrondi, plus souvent ovoïde, à grand axe perpendiculaire au rayon du tubule, leur protoplasma paraît vacuolaire, les tubules varient assez de diamètre, ils m'ont paru plus larges dans la région antérieure du mamelon où ils atteignent jusqu'à 120 μ de diamètre externe, avec une lumière de 100 μ ; dans la

région moyenne ils ne dépassent guère 70 μ de diamètre externe avec une lumière de 50 à 60 μ .

Ainsi que l'ont déjà remarqué les auteurs qui ont étudié ces glandes chez les Tritons, leur produit de sécrétion présente tous les caractères du mucus : l'acide acétique le rétracte; aussi, sur des pièces fixées au Bouin, le produit de sécrétion ne remplit jamais entièrement la lumière du tubule; il se colore en violet par le glychémalun, en rouge par le mucicarmin; il présente une coloration métachromatique rouge violacé avec la thionine qui, par contre, n'a aucune action colorante sur le produit des deux autres types de glandes.

Les canaux excréteurs des glandes vestibulaires sont semblables à ceux des glandes du bassin, l'anneau de fibres musculaires lisse qui les entoure est souvent plus développé chez les premières; le diamètre externe des canaux excréteurs varie entre 30 et 40 μ , la lumière interne se réduit graduellement jusqu'à ne mesurer que 9 μ de diamètre au voisinage des pores excréteurs.

La comparaison avec des coupes du mamelon de *Triton palmatus* montre que les glandes vestibulaires sont relativement moins développées chez *Euproctus asper* et cela malgré l'épaisseur plus grande des parois vestibulaires de ce dernier; cette différence tient à ce que la musculature lisse, qui forme partie de ces parois, est plus riche chez *E. asper* que chez *T. palmatus*.

Ce qui précède permet d'affirmer que, par la structure du cloaque du mâle, *E. asper* se rapproche étroitement des Tritons vrais : toutes les structures anatomiques essentielles, décrites par les auteurs chez les Tritons, se retrouvent chez *E. asper*; les différences que l'on peut constater : place de la commissure antérieure des lèvres cloacales, forme du pseudopénis, légère réduction des glandes vestibulaires, sont toutes d'ordre secondaire; il convient, toutefois, de noter que la réduction de l'ouverture vestibulaire entraînée par la position reculée en arrière de la commissure antérieure, peut être considérée comme un acheminement vers la disposition réalisée chez la femelle de la même espèce, ainsi que chez le mâle d'*E. montanus* et dans les deux sexes d'*E. Rusconi*.

EUPROCTUS MONTANUS SAVI.

a) FORME ET DIMENSIONS DU MAMELON CLOACAL

La forme du mamelon cloacal du mâle d'*E. montanus* est décrite de façon assez différente par les auteurs : BOULENGER (1910, p. 136), écrit que « le mâle se distingue... à son mamelon cloacal conique à orifice dirigé en arrière ». WOLTERSTORFF (1900, p. 38) dit que « le coussinet d'un mâle en amour a l'aspect d'une outre ou d'une pyramide qui s'étend par derrière et a l'ouverture aussi en arrière », tandis que BEDRIAGA (1897, p. 710) donne comme caractère distinctif du mâle « Kloakalgegend fingerhut-, kegel- oder schlauchförmig. Kloakenöffnung nach hinten oder nach hinten und unten gerichtet ».

Les divergences de description constatées chez ces auteurs s'expliquent par le fait que, chez un même individu, la forme du mamelon cloacal est extrêmement différente suivant le moment où on l'examine; pour donner une idée exacte et complète de la forme du mamelon, il est nécessaire de le décrire à l'état de repos avec l'aspect qu'il offre chez l'animal vivant, en dehors de toute excitation sexuelle immédiate, et à l'état de turgescence présenté par beaucoup d'individus, après fixation; cet état paraît dû à une sorte d'érection provoquée par l'agonie, il semble réaliser sur le cadavre la disposition qu'affecte le mamelon chez l'animal vivant, au moment du rapprochement des sexes.

MAMELON CLOACAL A L'ÉTAT DE REPOS. — A l'état de repos (Fig. 13) le mamelon cloacal forme un coussinet reposant en avant sur la partie postérieure de la région pubienne et en arrière sur la base de la queue; il est situé plus en avant que chez les

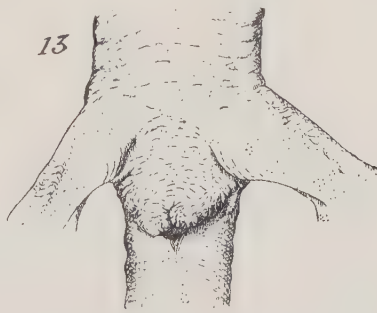


FIG. 13. — *Euproctus montanus*, mâle. Mamelon cloacal à l'état de repos, face ventrale.

Tritons vrais et que chez *Euproctus asper*; sa portion antérieure, très plate, s'insinue entre les bases des membres postérieurs dont

elle est séparée par un sillon marqué. En arrière de l'insertion des membres postérieurs, le mamelon est plus convexe, ses faces latérales déclives vont rejoindre obliquement la base de la queue dont elles sont séparées par un sillon profond, la face postérieure du mamelon tombe assez brusquement vers la queue, c'est sur cette face que se trouve située l'ouverture cloacale.

Le terme employé par BEDRIAGA, quand il décrit le mamelon comme « fingerhutförmig », est celui qui fait le mieux comprendre la forme générale de cet organe, si l'on ajoute, toutefois, que le « dé à coudre » auquel le compare cet auteur, est aplati et comme écrasé dans le sens vertical.

Les dimensions du mamelon mesuré à l'état de repos, sur un individu de 89 mm. de longueur totale, sont les suivantes :

Longueur	5 mm.
Largeur maxima.....	4 mm.
Hauteur maxima.....	3 mm.
Longueur de la fente cloacale.....*	2,8 mm.

La fente cloacale, à lèvres fortement plissées, est placée à l'arrière du mamelon, dont elle n'occupe guère que le quart postérieur, la commissure antérieure des lèvres se trouve donc reportée loin en arrière, plus loin même que chez *E. asper*.

La commissure postérieure est presque inexistante, les lèvres vont se perdre, en s'amincissant, sur la base de la queue qui présente en cette région une fossette peu profonde; au voisinage de la commissure postérieure on ne trouve aucune trace des papilles filiformes qui existent chez les Tritons et chez *E. asper*.

Quant on cherche à pénétrer dans le vestibule, on constate que les lèvres se laissent très facilement écarter l'une de l'autre en se dépliant, et cela même dans la région de la commissure antérieure; l'écartement des lèvres détermine une ouverture presque circulaire, laissant voir une cavité vestibulaire réduite, au fond de laquelle s'observe une protubérance très volumineuse, creusée d'une gouttière sur sa face inférieure et qui remplit le vestibule presque entier; malgré la différence de forme très sensible, l'homologie de cette protubérance avec le pseudo-pénis des Tritons ne paraît pas douteuse.

MAMELON CLOACAL A L'ÉTAT DE TURGESCECE. — Le mamelon à l'état turgescent (Fig. 14) diffère profondément d'aspect du mamelon à l'état de repos : les lèvres cloacales se sont écartées

au maximum en perdant tous leurs plis, elles se sont réfléchies vers l'extérieur en exposant leur face interne, elles déterminent ainsi une sorte de bourrelet lisse, non pigmenté, presque circulaire, qui entoure la base d'un organe conique à sommet dirigé vers l'arrière; cet organe, sillonné suivant une ligne médio-ventrale par une profonde gouttière qui atteint son sommet, n'est autre chose que le pseudo-pénis évaginé; les lèvres écartées se sont retournées autour de lui comme un prépuce autour du gland, la cavité vestibulaire réduite, forme alors, entre le bourrelet labial et le pseudo-pénis, un sillon qui peut être comparé au sillon balano-préputial. C'est seulement à cet état que le mamelon affecte, dans son ensemble, la forme conique que lui assignent certains auteurs.

Les dimensions du mamelon mesuré à l'état turgescant, sur un individu de 91 mm. de longueur totale, sont les suivantes :

Longueur	5,2 mm.
Largeur maxima.....	4 mm.
Hauteur maxima.....	3 mm.

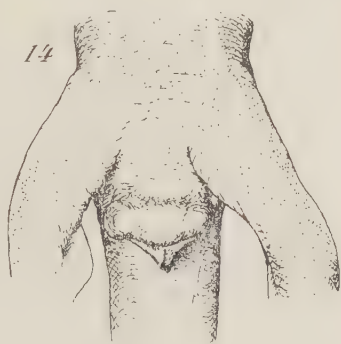


FIG. 14. — *Euproctus montanus*, mâle. Mamelon cloacal à l'état de turgescence, face ventrale.

b) TOPOGRAPHIE ET HISTOLOGIE DE LA RÉGION CLOACALE

L'étude anatomique du cloaque a été faite sur des séries de coupes transversales intéressant la partie postérieure du tronc et le mamelon cloacal tout entier, pris à l'état de repos.

Cette étude a montré des différences profondes entre *Euproctus asper* et *E. montanus*.

Il est encore possible de distinguer, chez *E. montanus*, un canal cloacal et une cavité vestibulaire, mais cette dernière est réduite, tandis que le canal est relativement plus long que chez *E. asper*; en outre, les relations entre ces deux portions du cloaque s'établissent de façon différente dans les deux espèces. On constate encore des dissemblances très marquées dans la constitution

des parois du mamelon, dans la forme du pseudo-pénis et dans l'appareil glandulaire annexe.

1. Canal cloacal.

Le point d'union de la vessie et du rectum se trouve situé au-dessus de la portion ischio-pubienne de la ceinture pelvienne (Fig. 16, *k*), tandis qu'il est placé en arrière de la ceinture chez *E. asper*; le canal débute donc plus en avant chez *E. montanus* que chez *E. asper*.

Dans sa portion la plus antérieure (Fig. 16), le canal (*k*) présente une section externe ovalaire à grand axe dorso-ventral; ses parois ont la même constitution que chez *E. asper*; sa lumière laisse reconnaître la même division en gouttière rectale supérieure, et gouttière vésicale inférieure; la gouttière rectale est la plus vaste des deux.

En arrière de l'ischio-pubis, le canal reçoit les conduits uro-séminaux qui débouchent sur deux papilles proéminant dans la gouttière rectale (Fig. 17 * et III, *s*); elles sont séparées par un repli médian de la muqueuse; ce repli, très développé, se prolonge assez loin en arrière des papilles uro-séminales.

Après avoir reçu les canalicules uro-séminaux, le canal devient presque cylindrique, les gouttières rectale et vésicale se confondent; les plis de la muqueuse du canal sont moins prononcés que chez *E. asper* et, par suite, la lumière reste plus vaste.

Plus loin, le canal perd sa forme cylindrique; il s'aplatit et sa lumière devient plus haute que large (Fig. 18); il se dirige obliquement vers l'arrière et vers le bas, traverse les tissus du mamelon (Fig. 19) et vient déboucher dans la cavité vestibulaire.

Je n'ai pu retrouver dans le canal cloacal proprement dit, les bandes d'épithélium vibratile dorsale et ventrale qui existent chez les Tritons et chez *E. asper*, la partie cylindrique du canal placée en arrière des papilles uro-séminales ne m'a montré aucune trace d'épithélium vibratile; plus en arrière, dans la portion aplatie du canal on trouve quelques plages discontinues, couvertes de cellules ciliées, mais ces plages sont placées sur les côtés du canal et ne semblent pas être homologues des champs ciliés dorsal et ventral décrits par HEIDENHAIN chez les Tritons (¹).

(¹) La saison précoce à laquelle j'ai recueilli les individus qui m'ont servi de matériel de travail, pouvait faire craindre que ces animaux ne fussent pas arrivés au même point de maturité sexuelle que les Euproctes des Pyrénées.

2. Vestibule cloacal.

Le vestibule est beaucoup moins vaste que celui d'*Euproctus asper*; il n'occupe que la portion postérieure du mamelon (Fig. IV, 20 à 22, *v*); il ne communique avec l'extérieur que tout à fait en arrière (Fig. 23); les culs-de-sac postérieurs du vestibule des Tritons n'existent pas chez *E. montanus*; la face interne des parois du vestibule est tapissée d'un épithélium stratifié faisant suite à l'épiderme qui se réfléchit au bord des lèvres, cet épithélium est analogue à l'épithélium de transition qui, chez *E. asper*, fait le passage de l'épiderme à la muqueuse véritable.

La cavité vestibulaire contient un volumineux pseudo-pénis (*p*) qui, par sa forme et par sa position, diffère profondément du pseudo-pénis d'*E. asper*.

3. Constitution du mamelon cloacal.

Pour comprendre les relations qui s'établissent entre le canal



FIG. 15. — *Euproctus montanus*, mâle. Coupe transversale du tronc et du mamelon cloacal; région anté-cloacale; la coupe passe par la partie postérieure de la ceinture pelvienne et par les membres postérieurs; *b.* glandes du bassin; *d.* rectum; *e.* iléon; *f.* fémur; *i.* ischio-pubis; *m.* massif musculo-conjonctif du mamelon (indiqué en pointillé); *r.* reins; *s.* canaux uro-séminaux; *u.* vessie urinaire.

cloacal, le vestibule et le pseudo-pénis, il est nécessaire de connaître la constitution anatomique du mamelon cloacal.

nées étudiées plus haut; dans ce cas, il était possible de se demander si certaines des différences constatées entre les deux espèces, telles que la différence de ciliation de l'épithélium du canal, n'étaient pas dues à des états de maturité sexuelle différents des individus examinés; je crois cependant que ces divers animaux étaient parfaitement comparables entre eux; j'ai constaté, en effet, sur les coupes d'*E. montanus*, que les canaux déférents étaient bourrés de spermatozoïdes mûrs et l'on en retrouvait jusque dans le rectum et la vessie,

Dans sa portion la plus antérieure, le mamelon est fortement aplati; une coupe passant dans cette région montre un petit massif de fibres musculaires lisses et de fibrilles conjonctives in-



FIG. 16. — *Euproctus montanus*, mâle. Coupe transversale du tronc et du mamelon cloacal; région cloacale antérieure; k. début du canal cloacal.

terposé entre la ceinture pelvienne et les téguments (Fig. 15, m); ce petit massif représente le début des tissus du mamelon; à mesure que l'on se dirige vers l'arrière il augmente d'import-



FIG. 17. — *Euproctus montanus*, mâle. Coupe transversale du tronc et du mamelon cloacal; région cloacale antérieure; b', tubules du lobe ventral des glandes du bassin; * débouché des canaux uro-séminaux (s) dans la gouttière rectale du canal cloacal (k).

tance (Fig. 16), et loge dans son épaisseur des tubules glandulaires (Fig. III et 17, b') qui seront décrits plus loin; situé au-dessous du canal cloacal, ce massif n'est creusé d'aucune cavité, à la différence de ce que l'on constate chez *E. asper*; chez cette

espèce, en effet, le cul-de-sac antérieur du vestibule parvient en avant jusque dans cette région.

Dans sa région moyenne (Fig. 18-19) le mamelon fait, au-dessous de la queue, une saillie plus prononcée, sa face inférieure devient fortement convexe, il est presque entièrement formé par le massif musculo-conjonctif (*m*) devenu très épais; les fibres lisses qui le constituent se disposent, pour la plupart, en couches assez régulièrement orientées, parallèles au contour extérieur de la coupe du mamelon; au voisinage du canal cloacal, elles sont enchevêtrées en tous sens; à la face inférieure du

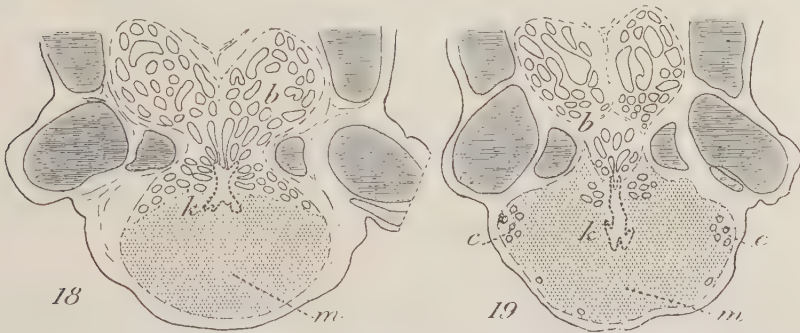


FIG. 18 et 19. — *Euproctus montanus*, mâle. Coupes transversales de la queue et de la région moyenne du mamelon. — La partie moyenne du canal cloacal (*k*) reçoit les canaux excréteurs des glandes du bassin (*b*); *c*, glandes vestibulaires.

massif on observe une petite couche de fibres lisses, placées au contact immédiat du derme, et orientées perpendiculairement aux précédentes, c'est-à-dire suivant l'axe longitudinal du mamelon.

Le canal cloacal (*k*), dans son trajet oblique vers l'arrière et vers le bas, s'enfonce dans l'épaisseur de ces tissus.

Plus loin encore, vers l'arrière (Fig. 20), une sorte de clivage se produit dans l'épaisseur des tissus du mamelon; une cavité (*v*) apparaît au-dessus et sur les côtés du canal cloacal (*k*) entouré d'une portion du massif musculo-conjonctif; cette cavité n'est que la partie la plus antérieure du vestibule, sa position par rapport au canal cloacal ne permet cependant pas de l'assimiler au cul-de-sac vestibulaire antérieur d'*E. asper*.

La masse de tissu musculo-conjonctif entourant le canal se

détache ensuite du reste du massif pour former une papille conique (Fig. IV et 21, *p*) proéminent librement dans la cavité vestibulaire; cette papille est sillonnée sur sa face inférieure par une gouttière

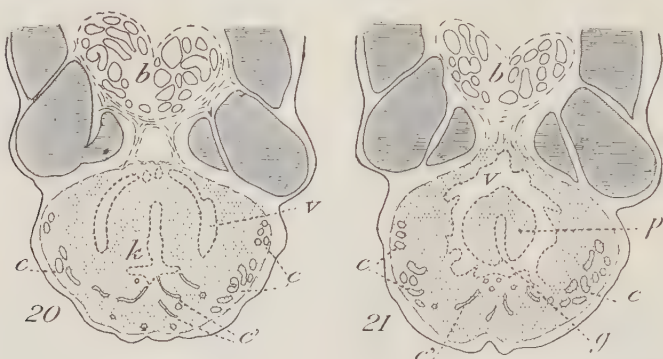


FIG. 20 et 21. — *Euproctus montanus*, mâle. Coupes transversales de la queue et de la région postérieure du mamelon. — 20. *b*. Tubules du lobe postérieur des glandes du bassin; *c*. glandes vestibulaires; *c'*. leurs canaux excréteurs; *v*. portion antérieure de la cavité vestibulaire. — 21. *g*. Gouttière inférieure du pseudo-pénis (*p*) faisant suite au canal cloacal; *v*. cavité vestibulaire.

tière (*g*) étroite et profonde, qui fait suite au canal et qui parvient jusqu'à son sommet; cette gouttière est tapissée par un épithélium vibratile, tout comme la gouttière dorsale ciliée du plafond

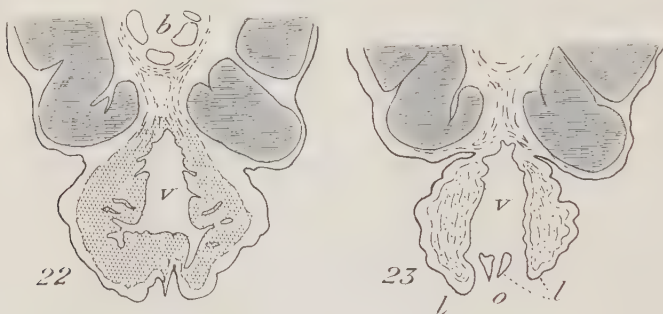


FIG. 22 et 23. — *Euproctus montanus*, mâle. Coupes transversales de la queue et de la portion terminale du mamelon cloacal. — 22. Coupe passant un peu en avant de l'ouverture cloacale. — 23. Coupe passant par l'ouverture cloacale (*o*); *l*. lèvres cloacales et replis labiaux.

vestibulaire des Tritons et de l'*Euprocte* des Pyrénées. Il est impossible de ne pas reconnaître dans cet organe conique, le pseudo-pénis des Tritons, mais sa position dans la cavité vesti-

bulaire et ses relations avec le canal cloacal sont très différentes de ce que nous avons constaté chez *E. asper* : ici, au lieu de se relier par un pédicule étroit au plafond du vestibule, le pseudo-pénis prend naissance au fond de la cavité, sur sa paroi antérieure, avec laquelle il est réuni par toute sa base; enfin, le canal cloacal traverse le pseudo-pénis pour déboucher à sa face inférieure, sur laquelle il se prolonge par la gouttière ciliée; on se rappelle que, chez les Tritons et chez l'Euprocte des Pyrénées, le canal cloacal s'ouvre sur le plafond du vestibule, au-dessus et en avant de la racine du pseudo-pénis. On peut exprimer d'un mot cette importante différence, en reprenant une comparaison de MARTIN-SAINT-ANGE (1856, p. 119); cet auteur comparait à un épispadias la disposition de la prétendue verge des Tritons (et cela s'applique aussi bien à *E. asper*); on peut dire que, chez *E. montanus*, les relations entre le canal cloacal et le pseudo-pénis réalisent un véritable hypospadias.

4. Les glandes annexes.

Il n'existe, chez le mâle d'*Euproctus montanus*, que deux catégories de glandes : les glandes du bassin et les glandes vestibulaires; les glandes abdominales font totalement défaut; leur absence coïncide avec l'inexistence des papilles filiformes au voisinage de la commissure postérieure du cloaque.

a) *Glandes du bassin.* — Les glandes du bassin sont formées de tubules ayant la même structure que ceux d'*E. asper*; toutefois, chez *E. montanus*, l'enveloppe musculaire lisse qui entoure leur portion excrétrice est notablement plus mince que chez *E. asper*. Le produit de sécrétion a, dans les deux espèces, les mêmes affinités vis-à-vis des colorants; il est cependant moins granuleux chez *E. montanus*.

Dans leur ensemble, les glandes du bassin sont placées dans la position qu'occupe, chez les Tritons, le complexe glandulaire pelvien (glandes du bassin et glandes abdominales); les tubules glandulaires sont moins nombreux, plus gros et plus flexueux que chez *E. asper*; leur extrémité en cul-de-sac est, le plus souvent, dilatée en une ampoule terminale allongée; il en résulte une forme en massue analogue à celle qu'a décrite V. Z. MÜHLEN (1893, p. 46) chez le mâle de *Salamandra maculosa*.

Les glandes du bassin d'*E. montanus* contractent avec le cloaque les mêmes rapports que chez les Tritons vrais : elles aboutissent toutes dans la région moyenne du canal cloacal et y déversent leur produit.

Pour aboutir dans cette région du cloaque, les tubules ne suivent pas tous le même trajet; l'extrémité ampullaire de la plupart d'entre eux est placée vers l'avant du corps, la réunion de ces tubules forme deux lobes antérieurs (Fig. 15, *b*) qui s'avancent dans la cavité abdominale jusqu'au delà de la ceinture pelvienne, en dépassant légèrement le niveau de l'épipubis; dans cette région, les lobes glandulaires sont placés à droite et à gauche de la vessie et du rectum et, plus loin en arrière (Fig. III et 16), ils occupent la même situation par rapport au début du canal cloacal (*k*); dans la région moyenne du mamelon (Fig. 18, 19), les lobes antérieurs se réunissent au-dessus du canal en formant une masse dorsale unique; partant des lobes antérieurs, les tubules suivent un trajet de l'avant vers l'arrière qui les conduit au-dessus de la région moyenne du canal; après un court trajet dorso-ventral, ils y débouchent en traversant la paroi dorsale (Fig. 18).

D'autres tubules, pour aboutir dans la même région, suivent un trajet exactement inverse : leur extrémité en cul-de-sac est placée à l'arrière du mamelon; ils forment un lobe glandulaire postérieur logé dorsalement au-dessus du plafond vestibulaire (Fig. IV, 20, 22, *b*); de l'arrière du mamelon, ces tubules se dirigent vers l'avant, en suivant un trajet postéro-antérieur; ils se courbent ensuite vers le bas et débouchent, comme les précédents, sur la paroi dorsale de la région moyenne du canal cloacal.

Enfin, un dernier groupe de tubules, bien qu'appartenant au même système glandulaire, se trouve situé au-dessous du canal cloacal et même au-dessous de la ceinture pelvienne; ce lobe ventral ne comprend qu'un petit nombre de tubules dont l'extrémité, nettement ampullaire, est située dans l'épaisseur de la région la plus antérieure du mamelon, entre l'ischio-pubis et les téguments (Fig. III et 17, *b'*); partant de ce point, les tubules suivent d'abord un trajet antéro-postérieur, parvenus au niveau du bord postérieur de la ceinture pelvienne, ils se dirigent obliquement vers le haut, en se rapprochant de la ligne médiane, pour venir déboucher sur les parois latérales du canal cloacal dans la

même région moyenne où débouchent les tubules des autres lobes glandulaires (Fig. 18).

Ce lobe ventral est sans analogue chez les Tritons vrais, et il ne se retrouve pas davantage chez *E. asper*.

Le calibre des divers tubules varie dans d'assez grandes limites et, pour un même tubule, il n'est pas constant dans toute la longueur.

Dans les lobes antérieurs, le diamètre extérieur de la plupart des ampoules terminales est compris entre 180 et 230 μ (un petit nombre atteint 300 μ); il est de 150 à 220 μ dans le lobe ventral, et de 170 à 200 μ dans le lobe postérieur; l'épaisseur de la paroi des ampoules est partout de 20 à 30 μ .

La portion moyenne des divers tubules a un diamètre extérieur compris entre 90 et 120 μ ; l'épaisseur de leur paroi est, en moyenne, de 12 μ pour les tubules appartenant aux lobes antérieurs; ceux qui proviennent du lobe ventral ont une paroi plus épaisse, mesurant, en moyenne, 25 μ ; leur lumière est, par conséquent, plus réduite. La portion terminale, excrétrice, des tubules diminue progressivement de diamètre en se rapprochant du pore excréteur, elle mesure de 90 à 40 μ de diamètre extérieur; malgré la présence d'un anneau de fibres musculaire lisse autour du tubule, la paroi est très mince et n'a que 4 à 5 μ d'épaisseur.

En traversant la paroi propre du cloaque, les canaux excréteurs se rétrécissent encore, leur diamètre extérieur n'est plus que de 20 μ en moyenne, avec une lumière d'environ 10 μ .

b) *Glandes vestibulaires*. — Les glandes vestibulaires sont extrêmement réduites; loin de former, comme chez les Tritons, la masse principale du mamelon cloacal, elles n'en occupent qu'une minime partie.

Elles sont composées d'un petit nombre de tubules placés sur les côtés du mamelon, à la périphérie du massif musculo-conjonctif, un peu au-dessous du derme (Fig. IV, 19 à 21, c). Ces tubules ont un diamètre extérieur de 60 à 100 μ , leur paroi mesure en moyenne 20 μ d'épaisseur. Partant de la région latérale du mamelon, les tubules se dirigent obliquement vers l'arrière et vers le bas; les canaux excréteurs sont entourés d'une tunique musculaire bien développée, ils circulent dans la zone inférieure du massif musculo-conjonctif, au-dessus de la couche de fibres musculaires lisses longitudinales qui les sépare du derme. Le

diamètre extérieur des canaux excréteurs varie entre 54 et 30 μ , leur lumière est large de 20 à 10 μ .

Parvenus, en arrière, au-dessous du vestibule, les canaux excréteurs se recourbent vers le haut, traversent, en se rétrécissant encore, la paroi ventrale du vestibule et débouchent dans sa cavité (Fig. IV et 20, c').

L'étude de la région cloacale du mâle d'*E. montanus* montre que cette espèce diffère à la fois des Tritons vrais et d'*E. asper*; les particularités les plus importantes qui la caractérisent, sont les relations du canal cloacal et du pseudo-pénis, la forme et la position de cet organe, la faculté qu'il présente de faire saillie hors du vestibule.

L'absence des glandes abdominales, l'extrême réduction des glandes vestibulaires méritent également de retenir l'attention et j'aurai à revenir, plus loin, sur ces particularités pour chercher à en dégager la signification; dès à présent, on peut cependant admettre qu'*E. montanus*, par la structure de sa région cloacale, s'éloigne davantage des Tritons vrais que ne le fait *E. asper*.

EUPROCTUS RUSCONII GENÉ.

Je n'ai pu étudier personnellement cette espèce; le cloaque de l'Euprocte sarde ne m'est connu que par le travail, malheureusement trop succinct, de MARA (1908); je suis donc contraint à me baser uniquement sur les résultats de l'auteur italien pour établir une comparaison entre l'espèce sarde et les espèces corse et pyrénéenne.

Chez *Euproctus Rusconii*, le mamelon cloacal a la même forme dans les deux sexes; il est conique, la base du cône se relie à la région pelvienne, le sommet du cône est dirigé vers l'arrière, il est tronqué et porte l'ouverture cloacale.

Chez le mâle, MARA distingue un canal cloacal et une chambre cloacale. Il divise le canal cloacal en trois parties (p. 5) :

- a) Portion basale ou antérieure;
- b) Portion moyenne;
- c) Portion apicale ou postérieure.

La portion basale a un trajet rectiligne, une lumière irrégulière, à paroi plissée; elle reçoit les canaux séminaux et les ca-

naux urinaires qui déboucheraient séparément dans le canal ⁽¹⁾.

La portion moyenne est légèrement courbée, cette courbe du canal correspond à celle de la face ventrale du tubercule (ou mamelon) cloacal; la lumière, étroite dans sa moitié antérieure, s'élargit dans sa moitié postérieure.

La portion apicale ou postérieure se courbe brusquement vers le haut et débouche dans la chambre cloacale.

L'auteur décrit la chambre cloacale comme la continuation du canal cloacal « che verso l'apice si allarga a forma d'imbuto » (p. 3).

Nulle part MARA ne décrit de formation qui puisse être rapprochée du pseudo-pénis.

Le mamelon cloacal présente la constitution histologique suivante : sous les téguments se place une très mince couche de fibres musculaires lisses; la peau enlevée, on trouve une masse de tissu conjonctif réticulé, dans les mailles duquel sont placées les glandes annexes, ce massif entoure le tube cloacal. (Ce massif paraît correspondre au massif musculo-conjonctif si développé chez *E. montanus*). L'auteur signale (p. 4) une importante vascularisation du tubercule cloacal et fait allusion à l'érection de cet organe : « un affluso di sangue in questi vasi arrosa alquanto il tubercolo cloacale e ciò è causa non ultima della erezione di esso al momento dell'accoppiamento. »

Glandes annexes. — Après avoir rappelé les travaux de HEIDENHAIN et après avoir énuméré les trois types de glandes distingués par cet auteur, MARA (p. 4) déclare n'avoir pu retrouver, chez *E. Rusconii*, ni les glandes du bassin (Beckendrüsen), ni les glandes abdominales (Bauchdrüsen), seules les glandes cloacales (Kloakaldrüsen) seraient représentées par les glandes que MARA désigne sous le nom de « ghiandole dorsali ». Par contre, il existerait, chez *E. Rusconii*, un groupe de glandes spéciales, les « ghiandole apicali, che lo HEIDENHAIN non a riscontrato nei Triton ».

En acceptant telles quelles les données de MARA, il faudrait en

(1) L'auteur italien contredit formellement, sur ce point, WIEDERSHEIM (1875), qui décrit chez cette espèce une disposition différente des canaux urinaires et séminaux, les uretères déboucheraient dans les conduits séminaux et formeraient avec eux un canal uro-séminal qui déverserait dans le cloaque à la fois l'urine et le sperme.

conclure qu'*E. Rusconi*, par la structure de son appareil glandulaire cloacal, constitue un type à part, distinct à la fois des Tritons vrais et de son prétendu congénère corse.

Je ne puis admettre, sans de très sérieuses réserves, cette conclusion; la lecture attentive du travail de MARA me laisse croire que l'auteur italien a mal interprété les formations qu'il a eues sous les yeux et que, en particulier, l'homologie proposée entre les « Kloakaldrüsen » et les « ghiandole dorsali » est, pour le moins, discutable.

MARA décrit (p. 8) les glandes dorsales comme formant deux pelotons de tubules contournés qui se dirigent vers l'arrière pour déboucher finalement dans le cloaque; il précise (p. 9) dans quelle région du cloaque ces tubules aboutissent : « Lo sbocco di queste ghiandole avviene nella porzione mediana del tubo cloacale, tanto nella parete dorsale quanto nelle pareti laterali. » La figure 4, Tav. 6, est mal orientée et le débouché des tubules paraît se faire ventralement au bas de la figure; néanmoins, interprétée grâce au texte, elle montre une disposition strictement comparable à celle que j'ai rencontrée chez *E. montanus*, au débouché des glandes du bassin, et c'est bien à ces dernières que me paraissent devoir être homologuées les « ghiandole dorsali » de MARA; comme elles, elles sont situées dorsalement par rapport au cloaque, elles débouchent comme elles dans le canal cloacal, tandis que les Kloakaldrüsen s'ouvrent dans le vestibule. En outre, MARA dit que les glandes dorsales « secernono un umore che accompagna gli spermatozoi nella eiaculazione »; or, nous avons vu, plus haut, que le produit des glandes du bassin sert très vraisemblablement à la dilution du sperme et que, seules des trois types de glandes annexes, elles méritent, dans une certaine mesure, le nom de prostate pelvienne sous lequel on les avait d'abord désignées (BLANCHARD, 1881, p. 39).

En ce qui concerne les « ghiandole apicali », il semble, à priori, peu probable qu'*E. Rusconi* possède, seul de tous les Salamandrides, un appareil glandulaire spécial. Il me paraît légitime de les considérer comme les vraies « Kloakaldrüsen » (glandes vestibulaires) méconnues par MARA; comparées à celles des Tritons, elles seraient très réduites, mais déjà *E. montanus* nous a montré une semblable réduction; la description, extrêmement succincte qu'en donne l'auteur italien, ne contient rien qui contredise cette assimilation et la rende impossible; au contraire, il indique que

ces glandes sont contenues dans la région moyenne du mamelon et qu'elles augmentent en nombre à mesure que l'on se rapproche de l'arrière; enfin, elles débouchent « *nella porzione apicale del tubo cloacale* », c'est-à-dire à proximité du vestibule, sinon dans le vestibule lui-même, car MARA n'a pas indiqué de façon bien nette la limite entre la portion apicale du tube cloacal et la chambre cloacale, simple élargissement du tube lui-même; ces relations entre les glandes apicales et le cloaque sont très voisines de ce que l'on trouve chez *E. montanus*; enfin, MARA indique, en passant, que le liquide contenu dans les glandes apicales se colore en violet par l'hémalum, c'est la coloration que prend le mucus sécrété par les glandes vestibulaires des Tritons et des autres Euproctes.

Cette interprétation des structures décrites par MARA me paraît devoir être la plus conforme à la réalité; néanmoins, faute d'avoir pu étudier moi-même *E. Rusconii*, je la présente à titre d'hypothèse, soumise à vérification par des recherches ultérieures.

En acceptant provisoirement cette interprétation on est conduit à admettre qu'*E. Rusconii* se rapproche bien plus étroitement d'*E. montanus* que ne le ferait d'abord croire le travail de MARA : on rencontre, chez tous deux, la même absence des glandes abdominales et la même réduction des glandes vestibulaires; chez tous deux, la cavité vestibulaire est bien moins vaste que celle des Tritons; ses relations avec le canal cloacal se font de façon différente de celle de ces derniers; les deux Euproctes corse et sarde ont un mamelon susceptible de modifier sa forme par un véritable phénomène d'érection; la principale différence séparant ces deux espèces réside dans l'absence de pseudo-pénis chez *E. Rusconii*.

Région cloacale des femelles.

EUPROCTUS ASPER DUGÈS.

a) FORME ET DIMENSIONS DU MAMELON CLOACAL

Le mamelon cloacal de la femelle diffère profondément d'aspect de celui des Tritons vrais de même sexe; ainsi, chez *E. asper*, la femelle s'écarte davantage du type *Triton* que ne le fait le mâle.

Examiné par la face inférieure (Fig. 24), le mamelon cloacal se présente comme une éminence piriforme placée en arrière de

la région pubienne et reposant, dans une position oblique, sur la face inférieure de la racine de la queue; sa portion amincie est dirigée en arrière et vers le bas ⁽¹⁾.

Le mamelon offre une face antéro-inférieure convexe qui se relie par une courbe régulière avec les faces latérales déclives; ces dernières rejoignent vers le haut les côtés de la base de la queue, dont elles restent séparées par un pli plus ou moins marqué (Fig. 25); la face dorsale du mamelon se confond avec la partie inférieure de la racine caudale; sa partie terminale, postérieure, tombe presque à pic sur la ligne médiane et ventrale de

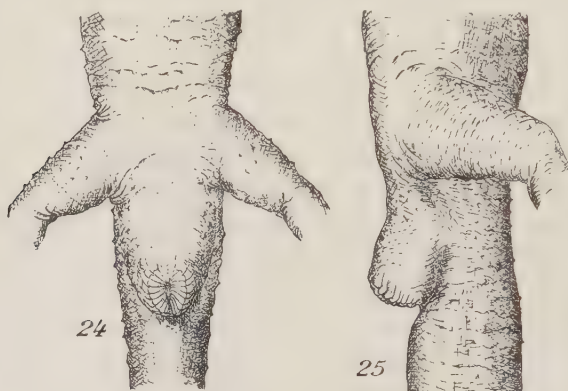


FIG. 24 et 25. — *Euproctus asper*, femelle. — 24. Mamelon cloacal, face ventrale. — 25. (*Idem*), vue latérale. (Individu fixé immédiatement après un accouplement.)

la queue; c'est sur cette portion terminale que se place, tout à fait en arrière, l'ouverture cloacale; elle est si réduite que, dans la plupart des cas, il est difficile de parler de fente cloacale, elle est tantôt presque punctiforme, quand les bords en sont rétractés, tantôt courtement ovalaire, à grand axe coïncidant avec l'axe longitudinal du corps.

Cependant, chez les animaux examinés au moment de l'amplexus, l'ouverture prend la forme d'une courte fente; cette disposition s'observe encore chez beaucoup d'individus en collection,

⁽¹⁾ Cette forme particulière du mamelon des femelles, en suggérant l'idée d'un organe d'intromission, a été la cause de nombreuses erreurs, beaucoup des premiers auteurs ont considéré comme mâles les animaux qui présentaient cette forme du mamelon, alors que, dans l'espèce pyrénéenne, elle est l'apanage exclusif des femelles.

quand le liquide conservateur a causé une turgescence plus ou moins prononcée du mamelon.

Sur un individu frais, provenant du lac d'Orédon, et mesurant 111 mm. de longueur totale, les dimensions du mamelon sont les suivantes :

Longueur	6,5 mm.
Largeur maxima.....	6 mm.
Hauteur maxima.....	5,3 mm.
Longueur de la fente.....	1,5 mm.

Les dimensions sont un peu plus grandes chez un individu de 131 mm. de longueur totale, provenant de la vallée du Lys et conservé dans l'eau formolée :

Longueur	9 mm.
Largeur maxima.....	6 mm.
Hauteur maxima.....	5 mm.
Longueur de la fente.....	2,5 mm.

Enfin, chez une femelle de même provenance, mesurant 126 mm. de longueur totale, fixée par le Bouin, immédiatement après un accouplement, les dimensions sont les suivantes :

Longueur	9,5 mm.
Largeur maxima.....	6,6 mm.
Longueur de la fente.....	2,3 mm.

Le mamelon est nettement turgescant, la fente cloacale est bien visible, elle affecte la forme d'un ! dont on aurait supprimé le point inférieur, l'ouverture cloacale baille légèrement vers l'avant, elle va se rétrécissant vers l'arrière où les lèvres sont en contact l'une avec l'autre.

Les bords des lèvres sont creusés de sillons qui déterminent autour de l'ouverture cloacale une couronne de replis très nets, d'aspect presque papilliforme.

Les téguments du mamelon sont assez semblables à ceux des autres régions du corps; ils portent, dans la région antérieure, quelques tubercules cutanés de petite taille; ceux-ci disparaissent vers l'arrière et le tégument devient d'autant plus délicat que l'on se rapproche davantage de l'ouverture cloacale.

Le mamelon est fréquemment coloré en rouge orangé, comme la région abdominale, tandis qu'il est le plus souvent grisâtre chez le mâle; la couleur devient très vive autour de l'ouverture

cloacale et se rapproche de la teinte qui orne la marge inférieure de la queue.

La moitié postérieure du mamelon montre des sillons qui déterminent à sa surface des rides superficielles, ces sillons sont dirigés de l'avant vers l'arrière et un peu obliquement du haut en bas, ils se réunissent aux sillons qui creusent le bord des lèvres de l'ouverture cloacale.

L'écartement des lèvres permet de pénétrer dans la partie postérieure de la cavité cloacale, elle est simplement formée par un tube assez étroit qui, bien que représentant le vestibule des Tritons, ne saurait être désigné sous ce nom; je lui substituerai celui de cloaque postérieur, ce qui suffira à éviter toute confusion avec le terme de canal cloacal adopté plus haut pour désigner la portion antérieure du cloaque du mâle.

b) TOPOGRAPHIE ET HISTOLOGIE DE LA RÉGION CLOACALE

L'étude du cloaque a été faite sur des séries de coupes, par la même méthode qui a été employée pour le mâle.

Le cloaque de la femelle est tout entier tubuleux, il forme un canal, de calibre variable, qui traverse axialement le mamelon pour déboucher à son extrémité postérieure. Il possède une paroi propre, bien distincte dans sa portion antérieure, mais qui, dans ses portions moyenne et postérieure, se confond plus ou moins avec la masse des tissus du mamelon.

Au cloaque sont annexés deux systèmes d'organes : le *receptaculum seminis* et des glandes qui représentent, sous une forme très réduite, une partie seulement des glandes cloacales du mâle; à l'encontre de ce que HEIDENHAIN a découvert chez les Tritons, ces glandes peuvent être fonctionnelles chez *E. asper*, aussi éviterai-je d'employer à leur égard le terme de « glandes rudimentaires » proposé par HEIDENHAIN et repris par DAUEN, je lui substituerai celui de « glandes accessoires ».

En raison de la forme tubuleuse du cloaque tout entier, il n'est plus possible d'y reconnaître un canal cloacal antérieur et un vestibule postérieur, il peut cependant être divisé en trois régions que je désignerai respectivement comme cloaque antérieur, cloaque moyen et cloaque postérieur; chacune d'elles se caractérise par la nature de son revêtement interne ou par ses relations avec les organes voisins.

J'exposerai donc, successivement, la constitution histologique du mamelon cloacal, celle de chacune des régions du cloaque et j'étudierai, en terminant, le *receptaculum seminis* et les glandes accessoires.

1. Constitution du mamelon cloacal.

a) *Revêtement*. — La peau recouvrant le mamelon diffère peu d'aspect de celle des autres régions du corps, elle présente, néanmoins, des caractères histologiques particuliers.

Elle est relativement moins épaisse qu'ailleurs (seule la peau de la gorge est encore moins épaisse). L'épiderme est d'épaisseur assez régulière; sa couche externe est moins cornée, l'hématoxyline au fer de Benda colore ce *stratum corneum* en brun clair, ses noyaux très aplatis, lenticulaires, restent bien distincts et se colorent en brun acajou, alors que dans les autres régions du corps l'hématoxyline de Benda colore le *stratum corneum* en noir intense et que les noyaux y deviennent indiscernables. Le Van Gieson donne, à cette même couche, une teinte jaune grisâtre, très différente de la teinte jaune vif que l'on observe ailleurs.

La couche cellulaire placée immédiatement au-dessous du *stratum corneum* présente des noyaux très aplatis qui se colorent fortement par les divers réactifs.

Le *stratum intermedium* est formé de cellules à noyaux sensiblement sphériques; le *stratum mucosum* présente des noyaux serrés les uns contre les autres et légèrement ovoïdes.

Le derme est mince, moins épais, par endroits, que l'épiderme; il contient dans sa couche supérieure du pigment noir, surtout abondant dans la région latérale du mamelon.

Dans le derme sont plongées des glandes cutanées de très petite taille, assez fortement aplaties; leur plus grand diamètre ne mesure que de 90 à 110 μ , alors que les plus grandes glandes des autres régions atteignent de 300 à 400 μ . Elles appartiennent presque toutes au type muqueux; elles sont d'autant plus petites que l'on se rapproche davantage de l'extrémité postérieure du mamelon; elles disparaissent entièrement au voisinage de l'ouverture cloacale.

Le derme et l'épiderme participent à la formation des plis qui ont été déjà signalés à la surface du mamelon, chacun d'eux est

formé d'une mince lamelle de tissu conjonctif séparant deux lames épidermiques.

La vascularisation de la peau est très superficielle, les capillaires cutanés courent entre derme et épiderme, ils repoussent souvent l'épiderme qui s'amincit à leur niveau; dans les plis cutanés les capillaires se glissent entre les deux lames épidermiques et circulent dans la tête des plis, c'est en ce point que ces vaisseaux atteignent leur position la plus superficielle, ils ne sont plus séparés de l'extérieur que par le *stratum corneum* et deux assises seulement des cellules aplaties.

Cette position des capillaires explique la fréquence d'un phénomène qui avait déjà frappé BEDRIAGA : au moment de l'accouplement, le cloaque de la femelle est souvent le siège de légères hémorragies, elles sont dues aux manœuvres du mâle qui frictionne, avec ses pattes postérieures, le mamelon de la femelle; sous cette action, les très minces assises épidermiques ne tardent pas à s'excorier et le sang s'échappe des capillaires les plus superficiels.

A l'extrémité postérieure du mamelon, les téguments se réfléchissent autour de la fente cloacale pour se relia au revêtement interne du cloaque.

b) *Tissus formant la masse du mamelon.* — Plusieurs sortes de tissus interposés entre le revêtement externe et le canal cloacal contribuent à former le mamelon.

Dans sa portion antérieure, en arrière de la symphyse pubienne, le mamelon se confond dorsalement avec la base de la queue, sur laquelle il s'appuie. Ses parties dorso-latérales sont constituées par des masses musculaires striées, placées au-dessous de la peau et appartenant à la musculature du tronc et de la queue (Fig. V à VII); entre ces masses musculaires se glisse le canal cloacal entouré de sa paroi propre.

Le reste du mamelon est formé par une masse de fibres musculaires lisses diversement orientées et entremêlées de fibrilles conjonctives, cette formation est analogue au massif musculo-conjonctif du mamelon des mâles, je lui conserverai ici la même désignation.

Ce massif est richement vascularisé, mais les capillaires qui le parcourent restent de petit calibre, le tissu conjonctif qui les avoisine présente d'assez nombreuses cellules pigmentaires ramifiées.

Dans la portion antérieure du mamelon, le massif musculo-conjonctif (*m*) est ventral par rapport à la cavité cloacale.

Dans la portion moyenne (Fig. VII), il est creusé en gouttière, il se présente alors, sur coupe, comme une m^asse en croissant, dont la concavité dorsale reçoit le cloaque moyen; les cornes du croissant se glissent de chaque côté entre les masses musculaires striées et la peau et les séparent les unes des autres; par sa face externe et ventrale, convexe, le massif musculo-conjonctif est en contact avec la peau, on peut noter sur sa ligne médio-ventrale, la présence d'un petit faisceau de fibres lisses orientées longitudinalement.

En se dirigeant vers l'arrière, on voit les masses de muscles striés diminuer d'importance, tandis que, corrélativement, le massif musculo-conjonctif s'épaissit; il arrive à former la masse principale du mamelon (Fig. VIII) et à entourer presque entièrement le cloaque moyen; ce dernier est recouvert dorsalement par des faisceaux de fibres lisses disposés transversalement et courbés en arche de pont (*fa*) pour épouser la convexité dorsale du canal cloacal; sur les côtés, ces faisceaux s'épanouissent en éventail et les fibres qui les composent vont se perdre dans le massif musculo-conjonctif; ventralement, les fibres lisses de ce massif sont enchevêtrées sans orientation régulière.

Dans la portion postérieure du mamelon (Fig. IX), le massif musculo-conjonctif entoure entièrement la cavité cloacale, ses fibres lisses s'orientent de plus en plus nettement en devenant circulaires par rapport au tube cloacal; dans cette région du mamelon, il devient à peu près impossible de faire de distinction entre la paroi propre du cloaque et les tissus du mamelon qui s'intercalent entre cette paroi et la peau.

2. Le tube cloacal et ses parois.

a) *Cloaque antérieur.* — Le cloaque antérieur (Fig. V) fait immédiatement suite au rectum après son union avec la vessie, c'est le carrefour où viennent déboucher les oviductes et les uretères; le revêtement interne de sa cavité consiste en une véritable muqueuse.

La paroi du cloaque antérieur est formée de plusieurs couches concentriques de tissus placées au-dessus de l'épithélium qui

tapisse sa cavité; en allant de l'intérieur vers l'extérieur, on rencontre: une sous-muqueuse conjonctive, assez mince, renfermant par places quelques rares cellules pigmentaires; une assise de fibres musculaires lisses, circulaires, orientées perpendiculairement à l'axe du cloaque; une seconde assise de fibres lisses entrecroisées, les unes obliques, les autres parallèles à l'axe cloacal; enfin, latéralement, un large faisceau aplati de fibres lisses longitudinales (*fl*) recouvre de chaque côté les assises précédentes, il se place entre la paroi cloacale et les tissus qui forment la masse du mamelon.

La cavité du cloaque antérieur, examinée sur des coupes transversales, se montre divisée en deux portions superposées, communiquant l'une avec l'autre, cette disposition est analogue à celle qui a été décrite chez le mâle.

La portion dorsale (*cd*) est occupée par un volumineux bourrelet médian, qui proémine dans la cavité comme une sorte de carène longitudinale; ce bourrelet est formé par la partie terminale des oviductes entourée d'une enveloppe conjonctive avec quelques fibres musculaires lisses; il est limité, sur les côtés, par un profond sillon émané de la cavité cloacale, au fond de ces sillons débouchent les uretères; cette disposition donne à la cavité cloacale, examinée sur coupe, la forme générale d'un U dont les branches sont formées par les sillons latéraux; au-dessous de l'U se place la portion ventrale du tube cloacal (*cv*), ces deux parties communiquent entre elles par une fente longitudinale assez étroite; la paroi interne du cloaque antérieur est plus ou moins plissée.

Vers l'arrière, le bourrelet dorsal donne naissance à deux crêtes séparées par un mince repli médian, ces crêtes finissent par former deux papilles aplaties (*p*) qui font saillie dans la cavité cloacale. Les oviductes, d'abord voisins l'un de l'autre, s'écartent et se dirigent latéralement et ventralement en s'engageant chacun dans l'épaisseur d'une des crêtes, ils arrivent à déboucher sur leur extrémité papiliforme, dans la région moyenne du cloaque antérieur (*o*).

Ces dispositions anatomiques sont strictement comparables à celles de la même région du cloaque des Tritons vrais; il suffit, pour s'en convaincre, de se reporter aux descriptions et aux figures qu'en donne DAUEN (1897).

Après le débouché des oviductes, le repli médian qui sépare les

deux crêtes augmente d'épaisseur, il se plisse et finit par se souder aux parois latérales du cloaque, ce qui détermine la formation de deux culs-de-sac dorso-latéraux (Fig. VI, *d*), au-dessous desquels débute le cloaque moyen; ces deux culs-de-sac ne se retrouvent pas chez les Tritons vrais.

La muqueuse tapissant la cavité du cloaque antérieur m'a paru formée d'un épithélium stratifié, à cellules très irrégulièrement disposées et d'épaisseur variable, il est généralement plus mince dans la région dorsale du tube et dans les sillons latéraux.

Les auteurs sont en désaccord sur la nature de cet épithélium. STIEDA (1891, p. 22) le décrit comme stratifié; DAUEN (1897, p. 375) prétend qu'il est simple, mais que ce caractère est difficile à reconnaître en raison du plissement de la paroi. Il est évident que ces plissements peuvent amener un épithélium simple à présenter, sur coupes, des apparences stratifiées quand la coupe n'est pas normale à la surface de l'épithélium; toutefois, s'il en était comme le dit DAUEN, une coupe et surtout une série complète de coupes devraient montrer des points où l'épithélium paraîtrait formé d'une seule couche de cellules; or, les régions où la muqueuse est la plus mince m'ont toujours montré au moins deux assises cellulaires et cette disposition constatée chez *Euproctus asper* me fait croire à l'exactitude de ce que décrit STIEDA chez *Triton taeniatus*.

b) *Cloaque moyen*. — Le cloaque moyen fait suite au cloaque antérieur, c'est la région du cloaque qui communique avec les tubules du *receptaculum seminis*, son revêtement interne a les mêmes caractères que celui du cloaque antérieur.

La paroi du cloaque moyen est, dans son ensemble, constituée comme celle du cloaque antérieur, deux particularités les différencient cependant : des bandes de fibres musculaires lisses, longitudinales, viennent se glisser entre la sous-muqueuse conjonctive et la première couche de fibres lisses circulaires; elles ne forment pas une enveloppe continue et se placent à la base des principaux replis de la muqueuse; en outre, les deux bandes latérales externes de fibres lisses tendent à se rapprocher de la région ventrale, elles se subdivisent en faisceaux séparés qui s'écartent les uns des autres en se rapprochant de l'arrière, ils pénètrent dans le massif musculo-conjonctif et se confondent avec lui, il devient dès lors difficile, au moins dans la région ventrale du

mamelon, de tracer une limite entre la paroi propre du cloaque et les tissus du massif musculo-conjonctif.

Le cloaque moyen est tubuleux, à paroi interne fortement plissée, de calibre différent, suivant les régions.

Dans la portion qui fait immédiatement suite au cloaque antérieur (Fig. VI, VII), le cloaque moyen présente, sur coupe, une section ovalaire à grand axe dorso-ventral; en se dirigeant vers l'arrière, sa paroi interne présente alors quatre replis principaux: un dorsal, médian, un ventral, également médian qui s'oppose au précédent, et deux replis latéraux; en raison de leur présence, la lumière du cloaque offre, sur coupe, l'aspect de la lettre X.

Plus loin encore, vers l'arrière (Fig. VIII), les branches supérieures de l'X s'écartent l'une de l'autre et tendent à devenir horizontales, le plus grand diamètre interne du tube cloacal devient alors perpendiculaire au plan dorso-ventral et la plus grande largeur du cloaque se trouve reportée dans sa portion supérieure.

Enfin, dans sa portion postérieure, le cloaque moyen, tout en diminuant légèrement de calibre, s'aplatit de nouveau latéralement et présente une section ovalaire, comme dans sa portion antérieure.

La muqueuse tapissant le cloaque moyen est formée, comme celle du cloaque antérieur, par un épithélium stratifié, plus épais sur la paroi ventrale que sur la paroi dorsale; la couche épithéliale limitant la lumière est constituée par des cellules assez hautes, à noyaux basilaires ovoïdes.

Au milieu des cellules normales de l'épithélium on rencontre, par places, de grandes cellules claires à noyau central arrondi, entouré d'un stroma peu visible; ces cellules sont disposées sans ordre, elles sont assez clairsemées dans la portion antérieure du cloaque moyen et paraissent plus nombreuses dans sa portion postérieure; STIEDA (1891, p. 24) a déjà signalé ces cellules dans le cloaque des Tritons, il les considère comme des glandes unicellulaires et les rapproche de celles décrites par LITZ dans l'épithélium cloacal des Plagiostomes. DAUEN (1897, p. 375) s'élève contre cette interprétation; pour lui, ces grandes cellules claires ne sont autre chose que des globules blancs migrants qui ont pénétré dans l'épithélium cloacal. L'assimilation de DAUEN me paraît ici la plus juste; sur des coupes traitées par le mucicarmin de Mayer, les cellules claires ne se colorent pas, il n'est donc pas

possible de les regarder, avec STIEDA, comme des glandes muqueuses; d'autre part, beaucoup d'entre elles sont complètement entourées par les autres cellules de l'épithélium et restent sans communication avec la surface de la muqueuse, ce qui les différencie des cellules caliciformes, avec lesquelles on serait tenté de les comparer. Enfin, la présence de cellules migratrices (*Wanderzellen*) a été signalée dans l'épithélium du cloaque des Anoures, en particulier chez *Rana* (Cf. GAUPP, 1901, p. 102).

c) *Cloaque postérieur*. — Le cloaque postérieur constitue la portion terminale du tube cloacal, il se distingue des autres régions du cloaque par le fait qu'il n'est en communication avec aucun organe annexe, glandes ou tubules du *receptaculum seminis*; en outre, sa paroi interne est tapissée par un épithélium qui conserve les caractères de l'épiderme auquel il fait suite.

La paroi du cloaque postérieur est constituée comme celle du cloaque moyen, mais elle est intimément unie aux tissus du massif musculo-conjonctif qui l'entoure de toute part.

Antérieurement, la section transversale du cloaque postérieur est ovalaire comme celle de la portion du cloaque moyen qui le précède; elle devient presque triangulaire au voisinage immédiat de l'ouverture cloacale (Fig. IX).

Sa paroi interne est fortement plissée, ces plis se relient aux papilles qui entourent l'ouverture cloacale.

L'épithélium tapissant la cavité du cloaque postérieur conserve les caractères de l'épiderme dont il dérive d'ailleurs par suite de l'invagination des téguments externes; à l'inverse de ce que l'on observe dans les autres régions du cloaque, ce sont les noyaux de la couche basilaire de l'épithélium qui sont le plus volumineux, ils présentent une forme ovoïde, ceux des assises moyennes sont arrondis et ceux des assises supérieures sont fortement aplatis, l'assise la plus superficielle correspond au *stratum corneum* épidermique, elle est cependant plus mince que ce dernier; elle présente, vis-à-vis des colorants, les mêmes affinités que le *stratum corneum* des téguments du mamelon cloacal.

3. Organes annexes.

Les organes annexes du cloaque chez la femelle sont de deux sortes : Les tubules du *receptaculum seminis*, les glandes accessoires.

a) *Receptaculum seminis*. — Depuis la découverte de V. SIEBOLD (1858), les divers auteurs que nous avons cités plus haut ont étudié cet organe chez *Salamandra maculosa*, chez divers Tritons et chez l'Axolotl; je ne connais aucun travail qui ait eu *Euproctus asper* pour sujet.

Le *receptaculum seminis* consiste en des groupes de tubules, légèrement flexueux, placés dans l'épaisseur du mamelon cloacal, au voisinage de la paroi du cloaque moyen. Ces tubes, terminés en cul-de-sac à l'une de leur extrémité, communiquent par l'autre avec la cavité cloacale par l'intermédiaire d'une portion rétrécie, rappelant le canal excréteur d'une glande. J'éviterai cependant d'employer ce terme qui préjuge du caractère glandulaire des tubules du *receptaculum seminis*, alors que leur rôle essentiel est de contenir un produit qui ne dérive pas de leur paroi; je désignerai cette portion du tubule comme « canal de communication », terme d'autant plus propre que ces canaux servent alternativement au passage des spermatozoïdes de la cavité cloacale dans les tubules, au moment de l'accouplement, et en sens inverse à la sortie de ces mêmes spermatozoïdes que les tubules déversent dans la cavité au moment de la fécondation de l'œuf.

Les tubules sont, le plus souvent, simples; un petit nombre seulement sont bifurqués; la plupart ne mesurent pas plus d'un demi-millimètre de longueur avec un diamètre extérieur moyen de $70\ \mu$, les dimensions extrêmes de ce diamètre étant de 60 et $100\ \mu$; le diamètre intérieur oscille entre 30 et $60\ \mu$, $40\ \mu$ étant la dimension la plus fréquente.

Les canaux de communication mesurent environ $25/100^e$ de millimètre de longueur, leur diamètre extérieur est de 28 à $40\ \mu$, leur diamètre intérieur de 7 à $10\ \mu$.

Il serait malaisé et fort long de dénombrer les tubules sur des séries de coupes transversales et D'AMICO (1908) a reculé devant cette difficulté en étudiant *Euproctus Rusconii*; il est plus facile de compter les points où débouchent les canaux de communication, ce qui permet d'obtenir le nombre des tubules, abstraction faite de leurs ramifications. Par ce moyen, j'ai obtenu le chiffre de 47 tubules pour l'un des côtés du cloaque et de 48 pour l'autre; le chiffre total est donc bien voisin de la centaine.

Ce nombre de tubules du *receptaculum seminis* est beaucoup plus élevé que chez les autres Tritons (V. SIEBOLD compte 12 tu-

bules de chaque côté du cloaque chez *Triton cristatus*, 8 à 10 et 12 à 15 chez *T. taeniatus*; V. Z. MÜHLEN indique, chez *Salamandra maculosa*, un nombre total de 60 tubules); il se rapprocherait de celui des tubules de l'*Axolotl* que V. Z. MÜHLEN dit être d'une centaine au moins.

Les tubules du *receptaculum seminis* sont placés, pour la plupart, sur les côtés et au-dessus de la partie dorsale du cloaque moyen (Fig. VII, VIII, s); ils circulent dans l'épaisseur de sa paroi propre, entre les faisceaux de fibres musculaires lisses; on peut en distinguer deux groupes placés l'un à droite, l'autre à gauche du tube cloacal, chacun d'eux occupe la base des replis latéraux principaux au milieu du faisceau de fibres lisses longitudinales dont j'ai déjà signalé la présence en ces points. D'autres tubes, moins régulièrement distribués, courent au-dessus de la région dorso-latérale du cloaque. Enfin, mais seulement vers l'arrière, quelques rares tubules se placent au voisinage de la région ventrale; cependant, on n'en observe aucun sur la ligne médio-ventrale.

Le trajet des tubules est, sur presque toute leur longueur, sensiblement parallèle au tube cloacal; ce n'est qu'au point de raccord avec le canal de communication qu'il s'infléchit pour se rapprocher de la muqueuse; le plus souvent, les canaux de communication traversent cette dernière sous un angle très aigu, rares sont ceux qui débouchent normalement à la surface.

Le sens du trajet des tubules varie; en prenant pour point de départ leur extrémité en cul-de-sac, certains se dirigent de l'arrière vers l'avant : ce sont ceux de la portion postérieure du mamelon; ceux de la portion antérieure, au contraire, se dirigent en majorité de l'avant vers l'arrière.

Les tubules sont intérieurement tapissés par un épithélium simple, dont les cellules sont toujours assez basses et, le plus souvent, aplaties, et cela, que le tube soit ou non rempli par les spermatozoïdes (Fig. XII); cette forme des cellules concorde avec ce que STIEDA décrit chez *Triton taeniatus*; par contre OPPEL (1904, p. 52), se basant sur ce qu'il constate chez *Salamandra maculosa*, dit que les cellules de l'épithélium des tubules sont étroites et très hautes, et qu'elles ne paraissent cubiques que dans les tubes remplis par les spermatozoïdes; ce que m'a montré *Euproctus asper* me porte à admettre que STIEDA a correctement vue et

figurée la disposition de l'épithélium des tubules de *Triton taeniatum*, et il semble que ce soit à tort que OPPEL étende implicitement les dispositions observées par lui chez *Salamandra maculosa* aux autres Salamandrides du genre *Triton*.

L'épithélium des tubules ne m'a présenté aucun caractère qui me permette de lui attribuer une fonction glandulaire; c'est en raison de cette particularité que je crois préférable, jusqu'à plus ample informé, de considérer le *receptaculum* comme un organe propre à la femelle, sans accepter l'homologie, d'ailleurs séduisante, que l'on a proposée entre cet organe et les glandes du bassin du mâle (¹); cette homologie, pour être adoptée, devra être appuyée sur l'étude du développement de ces diverses dispositions anatomiques, chose qui, à ma connaissance, n'a pas encore été tentée.

Autour de l'épithélium interne, une mince enveloppe conjonctive, facilement mise en évidence par le Van Gieson, forme la paroi externe du tubule; les noyaux conjonctifs sont aplatis et se présentent, sur coupes, en croissants dont la concavité embrasse la base des cellules de l'épithélium interne.

Le passage du tubule au canal de communication se fait par une diminution rapide du diamètre, tant extérieur qu'intérieur, ce dernier diminuant proportionnellement davantage; en effet, dans la portion d'union du tubule et du canal, les cellules de l'épithélium interne deviennent sensiblement plus hautes, elles sont nettement cubiques et leur noyau devient plus volumineux; cette portion du tubule ne mesure plus que 50 à 55 μ de diamètre extérieur, avec un diamètre intérieur de 20 μ environ.

Les canaux de communication, dont j'ai indiqué les dimensions plus haut, sont tapissées par des cellules épithéliales à gros noyaux, occupant presque tout le corps de la cellule; la couche conjonctive qui recouvre les tubules se continue autour des canaux de communication, elle les accompagne au travers de la muqueuse cloacale et parvient, en s'amincissant, jusqu'au voisinage de la couche la plus superficielle de l'épithélium cloacal;

(¹) JORDAN (1891, p. 266) admet l'homologie des tubules du *receptaculum seminis* et des glandes pelviennes des mâles; il suppose que les tubules du *receptaculum* sécrètent une substance vis-à-vis de laquelle les spermatozoïdes seraient doués d'un chimiotropisme positif; cette hypothèse, qui ne manque pas de vraisemblance, expliquerait l'accumulation des spermatozoïdes dans les tubules; elle ne semble pas, d'ailleurs, impliquer l'homologie adoptée par l'auteur.

il n'est pas sans intérêt de noter que les noyaux de l'épithélium des canaux de communication présentent une grande ressemblance avec les noyaux de la muqueuse cloacale, si bien qu'il serait difficile de les distinguer les uns des autres là où le canal traverse cette muqueuse, s'ils n'étaient pas différemment orientés. En l'absence de toute étude sur le développement du *receptaculum seminis*, ce fait vient à l'appui de l'opinion des auteurs qui considèrent ces tubules comme de simples évaginations de la muqueuse du cloaque.

b) *Glandes accessoires*. — Jusqu'aux recherches de HEIDENHAIN (1890), il était possible de considérer que la différence essentielle séparant le cloaque des Tritons femelles de celui des mâles résidait dans l'absence totale de l'appareil glandulaire annexe si développé chez ces derniers; mais, à cette époque, l'auteur allemand découvrit, chez certaines femelles de *Triton*, des formations glandulaires tubuleuses, situées dans l'épaisseur des parois du cloaque et qui, par l'une de leurs extrémités, se trouvaient en relation avec des papilles épidermiques placées en arrière de la commissure postérieure des lèvres du cloaque, en dehors de la cavité cloacale.

HEIDENHAIN constate l'extrême variabilité de ces formations : leur nombre varie d'un individu à l'autre; il en est de même de la largeur de la lumière du tube glandulaire; cette lumière peut même se réduire jusqu'à disparaître et le tube se transforme alors en un cordon épithélial plein. Le canal excréteur de ces glandes est toujours représenté par un cordon épithélial plein, sans pore excréteur discernable, elles sont donc dépourvues de communication avec l'extérieur.

En raison de ces particularités, HEIDENHAIN admet que ces glandes ne sont pas fonctionnelles, que ce sont des organes « rudimentaires », homologues des glandes abdominales (Bauchdrüsen) des mâles, il leur assigne la même origine ectodermique qu'à ces dernières.

STIEDA (1891) n'ayant pas retrouvé ces formations chez *Triton taeniatus*, met la découverte de HEIDENHAIN en question, en supposant que ce dernier avait décrit comme « glandes rudimentaires » des tubules vides appartenant au *receptaculum seminis*.

HEIDENHAIN (1892) maintient ses dires à l'encontre de STIEDA; cette controverse provoque les recherches de V. Z. MÜHLEN; elles confirment les données de HEIDENHAIN.

DAUEN (1897) entreprend une étude détaillée de ces formations, ses résultats concordent avec ceux de HEIDENHAIN et y ajoutent certaines précisions. Il affirme de nouveau que ces glandes ne communiquent pas avec l'extérieur (p. 382); en conséquence, il lui paraît impossible d'admettre que, pendant la vie, les cellules de la paroi du tubule produisent une sécrétion particulière : elle ne pourrait trouver aucune issue (p. 388). Toutefois, en raison même de l'extrême variabilité de ces glandes, cet auteur envisage la possibilité de trouver, dans l'avenir, chez des espèces exotiques, de semblables glandes en communication avec l'extérieur (p. 382).

Frappé par la variabilité du nombre de ces glandes, il dit expressément : « Diese sehr wechselnden Zahlenverhältnisse zeigen mit grosser Deutlichkeit, das wir hier in der That ein rudimentares Organ vor uns haben, welches von keinerlei Bedeutung für den Organismus des weiblichen Körpers ist. »

OPPEL (1904) résume les travaux précédents, mais rendant compte de ses recherches personnelles sur *T. alpestris*, cet auteur mentionne des ouvertures de canaux excréteurs appartenant à ces glandes.

J'ai retrouvé, chez la femelle d'*Euproctus asper*, les formations glandulaires découvertes par HEIDENHAIN chez les Tritons, mais elles offrent ici des caractères spéciaux qui méritent de retenir l'attention.

Étudiées sur deux individus, elles se sont montrées constituées par deux paires de tubes chez l'un, par quatre paires chez l'autre, elles présentent donc une variabilité analogue à celle que l'on constate chez les Tritons vrais.

Chaque glande est formée par un tube flexueux, terminé en cul-de-sac dans la région antérieure basilaire du mamelon; de ce point, le tube glandulaire se dirige vers l'arrière, au voisinage de l'ouverture cloacale il se rétrécit en un véritable canal excréteur qui traverse la peau et débouche, en dehors de la cavité cloacale, sur l'un des plis ridant les téguments externes.

Dans ce trajet, les paires de tubes, placées symétriquement, de part et d'autre du cloaque, courent d'abord parallèlement à lui, entre sa paroi propre et les masses musculaires striées qui forment une importante partie des portions antérieure et moyenne du mamelon (Fig. V à VII, g); plus loin, vers l'arrière, les tubes glandulaires s'écartent du cloaque et se rapprochent de la surface

du mamelon en circulant dans les couches superficielles du massif musculo-conjonctif (Fig. VIII, *g*).

Les canaux excréteurs débutent à peu près au niveau de la limite entre le cloaque moyen et le cloaque postérieur, ils sont rectilignes et, dans leur trajet vers l'arrière, ils arrivent à se placer au-dessus du cloaque, un peu sur les côtés de sa ligne médio-dorsale; arrivés au voisinage de l'ouverture cloacale, ils se dirigent obliquement vers le haut et vers l'extérieur, quittent le massif musculo-conjonctif, traversent les téguments et débouchent sur l'une des têtes de plis qui rident la face externe de la région dorsale du mamelon.

Le diamètre extérieur des tubes glandulaires est de 125 à 200 μ pour la portion glandulaire proprement dite et de 50 μ environ pour le canal excréteur, entre les deux se place une courte région intermédiaire, en raccord conique, qui peut être désignée comme « collet glandulaire », son diamètre externe mesure de 80 à 55 μ . Le diamètre de la lumière des tubes est de 60 à 110 μ pour la portion glandulaire, de 25 à 15 μ pour le collet et de 10 μ , au plus, pour le canal excréteur.

La paroi du tube (Fig. X, XI) est formée de deux couches cellulaires, l'une interne épithéliale, l'autre externe conjonctive. L'épithélium glandulaire est du type cubique ou cylindrique très bas au voisinage du cul-de-sac antérieur, plus en arrière il devient nettement cylindrique. Ses cellules présentent, à leur base, un gros noyau ovoïde (*n*), fortement granuleux; leur cytoplasme est très finement réticulé (Fig. XI), l'hématoxyline au fer de Benda permet d'y déceler la présence de très petites granulations brunâtres, plus abondantes à la partie supérieure de la cellule qu'à sa base.

Dans la région du collet, les cellules épithéliales redeviennent cubiques et le noyau occupe la majeure partie du corps cellulaire, dans le canal excréteur l'épithélium interne est plat. L'enveloppe externe du tube, recouvrant l'épithélium glandulaire est formé par une couche conjonctive, dont les noyaux, très aplatis (*nc*), sont placés au voisinage immédiat de la base des cellules épithéliales internes. Des amas de pigment sont fréquents à la périphérie de l'enveloppe conjonctive.

La présence de granulations dans le cytoplasme des cellules glandulaires paraît indiquer une activité sécrétoire propre, cependant la glande est généralement vide, par places on observe dans

la lumière du tube des amas (*a*), colorés en rose par l'éosine, qui peuvent être regardés comme un produit de sécrétion peu abondant. Le mucicarmin de Mayer ne colore électivement ni les cellules ni leur produit.

La description ci-dessus, faite d'après l'un des individus, concorde, dans son ensemble, avec les données de DAUEN (1897), sauf en ce qui concerne le canal excréteur. On ne peut noter que des différences de détail, telles que la différence de hauteur des cellules de l'épithélium glandulaire.

Les glandes du second individu, fixé en pleine période de rut et immédiatement après un accouplement, montrent d'importantes particularités nouvelles. Les tubes sont de calibre plus irrégulier, leur constitution histologique reste la même; mais, par places, soit dans la région voisine du cul-de-sac, soit dans celle qui précède le collet quelques cellules de l'épithélium glandulaire (Fig. X, *cs*) prennent des dimensions considérables, bien supérieures à celles de leurs voisines qui conservent les caractères histologiques mentionnés plus haut. Dans les points où le tube glandulaire est d'un diamètre restreint, par exemple au voisinage du collet, l'augmentation de taille de ces cellules entraîne l'excentricité de la lumière du tube.

Ce remarquable accroissement de taille est dû à l'accumulation dans le cytoplasme de ces cellules, d'un abondant produit de sécrétion qui les remplit entièrement. Ce produit, dans des coupes traitées par l'hémalum-bleu de méthyle-éosine, prend très vivement l'éosine, il se conduit, à cet égard, comme le fait, dans les mêmes coupes, le produit de sécrétion des cellules des glandes à venin cutanées; dans les deux sortes de glandes, l'aspect du produit sécrété est identique, dans toutes deux la masse du produit bourrant la cellule présente la même tendance à se fragmenter sous l'action du rasoir.

Il semble donc possible de rapprocher ces grosses cellules sécrétrices des cellules géantes (*Riesenzellen*) des glandes à venin cutanées. Ce rapprochement, inspiré par la similitude des produits sécrétés, est d'autant plus intéressant qu'il vient corroborer, en l'absence de toute étude sur le développement, l'opinion de HEIDENHAIN assignant aux glandes « rudimentaires » une origine ectodermique.

Malgré la variabilité du nombre de ces glandes, qui s'observe chez *E. asper* comme chez les autres Tritons européens, il semble

que, chez cette espèce, ces formations soient restées fonctionnelles (au moins chez quelques individus). La présence de cellules sécrétrices parfaitement caractérisées, celle du canal excréteur l'indiquent clairement. Le terme de glandes « rudimentaires » employé par HEIDENHAIN ne leur convient donc plus, celui de glandes « accessoires » qui sert déjà à désigner leurs homologues du cloaque des mâles doit lui être préféré.

La femelle d'*E. asper*, par la structure de sa région cloacale, s'éloigne donc sensiblement du type normal des Tritons vrais; les différences sont même plus tranchées que celles qui séparent le mâle d'*E. asper* du mâle des Tritons.

Les particularités les plus importantes qui caractérisent la région cloacale de la femelle sont : la forme générale tubuleuse du cloaque tout entier, dans lequel on ne peut reconnaître une portion vestibulaire distincte; le nombre considérable des tubules composant le *receptaculum seminis*; l'état fonctionnel des glandes « accessoires » représentant les glandes rudimentaires des Tritons femelles.

EUPROCTUS RUSCONII GENÉ.

La région cloacale de la femelle a été étudiée par AGATINA D'AMICO (1908). Son travail, très succinct, a eu surtout pour objet l'étude du *receptaculum seminis*; on y trouve cependant quelques renseignements sur la structure générale de la région cloacale.

Le mamelon cloacal a sensiblement la même forme que chez le mâle; il est traversé par le canal cloacal (Tubo o camera cloacale).

L'auteur italien y distingue deux portions : une première qu'il désigne comme « vrai cloaque », et une seconde qu'il appelle : portion « extra cloacale ».

La première, ou vrai cloaque, est la plus proche de l'ouverture cloacale, elle est tapissée par un épithélium analogue à l'épiderme, c'est de ses parois que naissent, par évagination, les tubules du *receptaculum seminis* (cette portion du cloaque correspond aux deux portions que nous avons distinguées chez *E. asper* : le cloaque moyen et le cloaque postérieur).

La seconde portion que l'auteur italien désigne de façon assez étrange comme portion extra cloacale, est celle qui fait suite

à l'intestin et où débouchent les oviductes, elle est tapissée par un épithélium simple (cette portion correspond, topographiquement, à notre cloaque antérieur).

De la très courte description de D'AMICO et des figures de sa planche 7, il semble bien résulter que la constitution du mamelon et la disposition générale du cloaque d'*E. Rusconii* sont presque semblables à celles d'*E. asper*; on peut remarquer, en passant, que D'AMICO note une vascularisation des téguments du mamelon plus abondante que dans les autres régions du corps.

Le *receptaculum seminis* est formé d'un nombre variable de tubules « che si possono considerare come diverticoli molto allungati della parete dorsale e delle pareti laterali della cloaca ».

Le nombre des tubules du *receptaculum seminis* est indiqué, de façon assez imprécise, par D'AMICO qui paraît avoir reculé devant la difficulté d'un dénombrement complet; il se contente de dire que : « in sezione non se ne contano mai più di venti »; il semble bien, néanmoins, que ce nombre soit sensiblement moins élevé chez *E. Rusconii* que chez *E. asper*.

La structure histologique des tubules, décrite page 9, est parfaitement comparable à ce que j'ai trouvé chez *E. asper*.

Nulle part, D'AMICO ne mentionne l'existence de glandes « rudimentaires ».

Autant que l'on en peut juger par le travail de D'AMICO, la région cloacale de la femelle d'*E. Rusconii* est constituée dans son ensemble comme chez *E. asper*, elle s'en différencierait seulement par le nombre moins élevé des tubules du *receptaculum seminis* et par l'absence des glandes accessoires ou rudimentaires, ce dernier caractère l'éloignerait, en outre, un peu plus du type des Tritons vrais.

V. Conclusions.

L'étude comparée de la région cloacale des Euproctes montre que le caractère tiré de la forme du mamelon cloacal n'a pas la valeur qu'on a voulu lui attribuer dans la diagnose du sous-genre : c'est un caractère superficiel que l'examen de la structure intime ne corrobore pas, ainsi les réserves formulées à son égard par BOULENGER (1917) se trouvent entièrement justifiées.

Quand on compare la structure de la région cloacale des Eu-

proctes à celle des Tritons vrais, les rapprochements suggérés par cette comparaison se font en sens divers et opposés en ce qui concerne *E. asper* d'une part, *E. montanus* et *E. Rusconii* de l'autre.

Des trois formes d'Euproctes, *E. asper* est celle qui se rapproche le plus des Tritons vrais; cela est surtout exact en ce qui concerne le mâle, chez lequel les relations entre les diverses portions du cloaque sont les mêmes que chez les Tritons; chez lui comme chez eux, les glandes annexes du cloaque appartiennent à trois types bien distincts; les différences qu'il est possible de marquer entre *E. asper* et les Tritons vrais sont minimales et d'ordre secondaire, elles consistent dans la réduction de la fente cloacale, entraînant la présence d'un cul-de-sac cloacal antérieur plus vaste que celui des Tritons vrais, dans la forme du pseudopénis et dans une légère réduction des glandes vestibulaires.

La femelle de la même espèce s'éloigne davantage, il est vrai, du type des Tritons vrais; elle en diffère par la forme du mamelon, par son cloaque tout entier tubuleux, sans portion vestibulaire distincte, par son ouverture cloacale très petite, par le nombre élevé des tubules du *receptaculum seminis* et, enfin, par la présence de glandes « accessoires » parfois fonctionnelles, remplaçant les glandes « rudimentaires » des femelles des Tritons vrais.

Néanmoins, ces différences ne me paraissent pas de nature à faire écarter loin les uns des autres *E. asper* et Tritons vrais; en ce qui concerne la forme du mamelon cloacal et la réduction de l'ouverture cloacale, nous trouvons, en effet, chez la femelle de *Triton Boscai* LATASTE une disposition qui se rapproche singulièrement de celle de la femelle d'*E. asper*; je ne connais aucun travail sur l'anatomie de la région cloacale du Triton de Bosca et je n'ai pas eu de spécimens de cette espèce à ma disposition, mais je suis porté à croire que l'extrême réduction de l'ouverture cloacale doit entraîner, chez cette espèce, comme chez *E. asper*, une forme tubuleuse du cloaque tout entier. Le nombre très élevé des tubules du *receptaculum seminis* est assez remarquable, mais il s'agit là d'une simple variation numérique qui ne saurait être envisagée comme une différence fondamentale. Il en est de même de l'état fonctionnel des glandes « accessoires »; devant l'extrême variabilité des glandes « rudimentaires » des Tritons, DAUEN (1897, p. 382) avait entrevue la possibilité de

trouver ailleurs ces glandes à l'état fonctionnel, en communication avec l'extérieur; ce qui existe chez *E. asper* vient confirmer la justesse des vues de DAUEN, la disposition des glandes « accessoires » d'*E. asper* ne réalise qu'une simple différence d'état d'un organe qui se retrouve chez les autres Tritons.

Aussi, en présence des similitudes de structure du cloaque du mâle, et du peu d'importance réelle des particularités propres au cloaque de la femelle, je considère *E. asper* comme très voisin des Tritons vrais; le seul caractère différentiel qui l'en sépare est d'ordre biologique et consiste dans le rapprochement intime des sexes qui précède la fécondation.

Il n'en est pas de même pour *E. montanus*, chez qui la région cloacale du mâle est très différente de celle des Tritons vrais.

Le mâle d'*E. montanus* s'écarte des Tritons par la réduction de sa cavité vestibulaire, par la forme du pseudo-pénis, creusé sur sa face inférieure par une gouttière qui prolonge en arrière le canal cloacal; par la propriété du pseudo-pénis de faire saillie hors du vestibule, par le peu d'importance des glandes vestibulaires et par l'absence totale des glandes abdominales.

E. Rusconii paraît présenter des caractères voisins de ceux d'*E. montanus*; comme ce dernier, le mâle est dépourvu de glandes abdominales, ses glandes vestibulaires sont également peu développées; sa cavité vestibulaire est encore plus réduite que celle d'*E. montanus*; il se caractérise, en outre, par l'absence de pseudo-pénis, le mamelon tout entier est susceptible d'une véritable érection. La femelle de cette espèce a une région cloacale constituée comme celle de la femelle d'*E. asper*, mais elle semble être totalement dépourvue de glandes « accessoires ».

Le trait commun de l'organisation du cloaque des mâles des Euproctes corse et sarde réside dans la réduction considérable de quelques-unes des glandes annexes si développées chez les Tritons vrais et chez l'Euprocte des Pyrénées; cette importante particularité anatomique paraît être en corrélation avec le mécanisme de la fécondation différent chez les uns et chez les autres.

On sait que chez les Tritons vrais, la pénétration des spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle est assurée par l'intermédiaire d'un spermatophore, parfois volumineux et compliqué (ZELLER, 1890) que le mâle dépose à proximité de la

femelle et que cette dernière recueille elle-même au moyen des lèvres de son cloaque; les diverses glandes cloacales concourent à la formation de ce spermatophore et j'ai déjà rappelé les hypothèses très vraisemblables de V. Z. MÜHLEN sur le rôle de ces glandes et en particulier sur celui des glandes abdominales qui recouvriraient le spermatophore d'un produit protecteur des spermatozoïdes contre l'action nocive de l'eau, protection nécessaire car le spermatophore séjourne plus ou moins longtemps dans ce liquide avant d'être recueilli par la femelle.

Chez les Euproctes, le mécanisme de la fécondation est différent. Malgré quelques divergences entre les auteurs, il semble que l'accouplement est le plus intime chez *E. Rusconii*; le mamelon du mâle, en érection, arrive au contact de l'ouverture cloacale de la femelle et, d'après MARA (1908, p. 1), « lo spermo ha modo di penetrare nella cloaca femminile direttamente, senza venire a contatto con l'esterno e sprovvisto dei rivestimenti mucilaginosi che costituiscono le solite spermatofore ». BEDRIAGA (1897, p. 704) parle cependant d'un spermatophore (Gallert-masse), rejeté par la femelle quelque temps après sa réception, mais, qu'il existe un véritable spermatophore ou une simple masse spermatique, les auteurs s'accordent pour admettre son introduction directe dans le cloaque de la femelle, sans qu'il y ait contact avec l'eau.

Chez *E. montanus*, les choses se passent un peu différemment; d'après BEDRIAGA (1897, p. 720-721), le spermatophore consiste en une simple masse hyaline contenant des paquets de spermatozoïdes; il n'est pas déposé directement dans le cloaque de la femelle, mais bien dans une sorte de bassin formé autour de son mamelon cloacal par les pattes postérieures du mâle, munies de leurs élargissements péronéaux; il est aussitôt recueilli par la femelle, le contact avec l'eau est donc très court.

Ainsi, chez ces deux Euproctes, la pénétration des paquets spermatiques dans le cloaque de la femelle se fait directement au moment de l'éjaculation ou immédiatement après; or, chez tous deux, l'on constate la même absence des glandes abdominales et la même réduction des glandes vestibulaires; par un argument a contrario, qui vient à l'appui des hypothèses de V. Z. MÜHLEN, on peut inférer de cette particularité anatomique le rôle de ces deux glandes chez les Tritons vrais; inutiles ici, ces glandes sont absentes ou très réduites; il me paraît bien

hasardeux de décider si cette absence et cette réduction sont primitives ou secondaires, si ces glandes n'ont jamais existé ou ont disparu par non usage. Quoi qu'il en soit, l'absence et la réduction de ces glandes, accompagnant le mode particulier de fécondation des *Euproctes* corse et sarde autorisent, me semble-t-il, à les rapprocher l'un de l'autre et à les écarter très nettement des Tritons vrais.

Je décrirai plus loin, en détail, l'accouplement d'*E. asper*, il suffit d'indiquer ici que les spermatophores, simples amas spermatiques agglomérés par du mucus, sont déposés par le mâle sur le corps de la femelle, soit sur le mamelon cloacal, soit à son voisinage immédiat; le mâle assure lui-même la pénétration des spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle en écrasant avec ses pattes postérieures les spermatophores sur l'orifice cloacal de cette dernière. L'accouplement dure longtemps, les spermatozoïdes restent exposés longtemps au contact de l'eau, contact qui peut être direct par suite de l'écrasement des spermatophores au cours des manœuvres du mâle. Aussi constate-t-on la présence de glandes abdominales aussi développées que chez les Tritons vrais; il paraît même vraisemblable que les glandes « accessoires » de la femelle, homologues des glandes abdominales des mâles, en rejetant leur produit à la surface du mamelon, jouent un rôle adjuvant de protection vis-à-vis des spermatophores écrasés par le mâle sur le mamelon lui-même.

Enfin, il n'est pas sans intérêt de remarquer que ces modes de fécondation différents de celui des Tritons s'observent chez trois espèces nettement rhéophiles, habitant le plus souvent des eaux très courantes dans lesquelles le spermatophore, s'il était déposé sur le fond, suivant la coutume des Tritons vrais, serait presque infailliblement entraîné et perdu; or, pour divers qu'ils soient, ces modes de fécondation ont ceci de commun que le spermatophore est déposé, non sur le fond, mais directement dans le cloaque ou aux abords du cloaque de la femelle; un rapprochement plus ou moins intime des sexes semble rendu nécessaire par le mode de vie analogue de ces trois Urodèles; ce caractère biologique commun n'implique pas forcément une affinité réelle entre eux et l'étude anatomique le constate avec évidence, puisqu'elle conduit à rapprocher *Euproctus asper* des Tritons vrais et à en éloigner, au contraire, *Euproctus montanus* et *Euproctus Rusconi*.

CHAPITRE III

ÉTUDE DES TÉGUMENTS

I. Historique; plan du chapitre.

Depuis les travaux de SCHULZE (1867-1869), de LEYDIG (1853-1873) et de LANGERHANS (1873), les téguments des Batraciens ont été l'objet de recherches presque innombrables; beaucoup des auteurs qui se sont occupés de ce sujet ont surtout porté leur attention sur les glandes cutanées dont GRATIOLET et CLOEZ avaient, dès 1851, étudié les propriétés venimeuses; tels sont, pour ne citer que les plus importants parmi les modernes, CALMELS (1883), HEIDENHAIN (1893), NICOGLU (1893), M^{me} PHISALIX (1903), ANCEL (1903), NIRENSTEIN (1908).

Les Euproctes n'ont pas échappé aux recherches, bien au contraire, l'aspect particulier de leurs téguments a attiré l'attention de plusieurs auteurs; WIEDERSHEIM (1875) donne quelques renseignements sur la peau d'*Euproctus Rusconii*; LESSONA (1881) étudie comparativement la peau d'*Euproctus Rusconii* et d'*Euproctus montanus*; enfin, ROULE (1910) étudie plus spécialement les productions tégumentaires chez *Euproctus asper*.

J'ai repris l'étude des téguments sur les Euproctes pyrénéen et corse que j'ai eu à ma disposition; j'ai complété et, sur certains points, rectifié les descriptions des auteurs précédents; j'insisterai sur quelques particularités qui leur avaient échappées et dont certaines ont une importance considérable quand, après les avoir envisagées au point de vue morphologique, on les considère au point de vue fonctionnel.

Je décrirai d'abord, chez *E. asper*, l'aspect des téguments, leur constitution histologique suivant les régions du corps, en établissant ainsi la topographie histologique de la peau; j'étudierai ensuite en détail les formations cutanées, superficielles et profondes : tubercules et glandes, en insistant plus particulièrement sur les premiers, si remarquablement développés dans cette espèce; enfin, la vascularisation de la peau me retiendra longue-

ment en raison des caractères exceptionnels qu'elle présente chez *E. asper*; ce dernier paragraphe me conduira à rechercher dans un chapitre ultérieur le rôle que jouent, dans la biologie de l'animal, les dispositions anatomiques décrites au cours de ce paragraphe.

J'établirai ensuite une comparaison entre *E. asper* et *E. montanus*, en me servant de mes recherches personnelles, contrôlant et complétant celles de LESSONA (1881); ces dernières me serviront de base unique pour étendre la comparaison à *E. Rusconi* que je n'ai pu me procurer.

Cette étude comparée permettra de décider si, comme le pensent certains auteurs, les productions tégumentaires des Euproctes peuvent constituer un caractère diagnostique du sous-genre.

II. Téguments d'*Euproctus asper*.

a) ASPECT DES TÉGUMENTS

La peau de l'adulte offre, à l'œil nu, un aspect rugueux tout particulier, bien différent de l'apparence lisse et glissante que montrent les Salamandres et la plupart des Tritons européens. Ce caractère, très sensible aussi au toucher, justifie le nom spécifique d'*asper* attribué au Triton des Pyrénées; déjà bien marqué chez le type, il s'exagère encore dans la variété *rugosa* BEDRIAGA.

Cette rugosité des téguments est due à des tubercules cutanés distribués, en grand nombre et sans ordre apparent, sur la majeure partie de la surface du corps.

Ces tubercules se présentent comme des élévations coniques des téguments, leur sommet est fortement corné, rembruni, presque noir.

Leurs dimensions varient beaucoup suivant les individus et chez un même individu, suivant les régions du corps : très petits à la partie antéro-supérieure de la tête et sur les paupières supérieures, ils deviennent plus distincts dans l'espace inter-orbitaire, sur l'occiput et sur la nuque; chez plusieurs individus, dans cette dernière région, le sommet du cône tuberculaire est infléchi d'avant en arrière.

Plus en arrière, les tubercules sont mieux développés à la place qu'occupent les glandes parotoïdes chez la Salamandre;

il en est de même sur les saillies formées sous la peau par les branches de l'appareil hyoïdien. Les tubercules sont très réduits sur la lèvre supérieure et y font même totalement défaut chez beaucoup d'individus.

Sur le tronc, les tubercules vont croissant de taille de part et d'autre de la ligne médio-dorsale et sont le plus élevés dans la région des flancs, en ces points leur base est de teinte plus claire qu'ailleurs.

Sur la queue, ces productions cutanées atteignent leur taille maxima à la base de l'organe et sur ses côtés, elles diminuent de hauteur vers l'extrémité qui en est généralement dépourvue.

La face supéro-antérieure des membres en est aussi couverte, mais ils sont là beaucoup plus petits que sur le tronc.

Le bout des doigts et des orteils est muni d'un épaissement tégumentaire corné, de couleur brun sombre, rappelant un peu les formations que l'on rencontre chez un Urodèle japonais, *Onychodactylus japonicus*.

La face inférieure du corps, chez le type, est généralement dépourvue de tubercules, tout au plus quelques spécimens en présentent-ils de très réduits, disposés en petits groupes sur les régions des ceintures scapulaire et pelvienne et même sur la ligne médio-ventrale à la base du cloaque; ce qui est l'exception chez le type devient la règle chez la variété *rugosa*, chez laquelle, en outre, les tubercules de la face ventrale sont mieux développés.

Les auteurs admettent que ces formations cutanées sont sujettes à des variations saisonnières; BOULENGER (1917, p. 802) dit que : « Il faut distinguer entre ces tubercules, qui s'élèvent et s'abaissent selon la saison, et les aspérités qui les surmontent, celles-ci, chez les espèces des Pyrénées et de Sardaigne, ne sont d'ordinaire développées que pendant le séjour sur terre, et se détachent avec la couche externe de l'épiderme à la mue qui précède la période aquatique ou nuptiale... » M^{me} PHISALIX (1922, t. II, p. 51) range ces mêmes structures parmi les « saillies temporaires » de la peau et, contrairement à BOULENGER, elle les regarde comme des productions accompagnant la période nuptiale.

Des élevages prolongés pendant plusieurs années successives m'ont convaincu que les tubercules cutanés d'*E. asper* sont des formations permanentes, je n'ai constaté aucune variation saisonnière et je n'ai pas vu le phénomène auquel BOULENGER fait

allusion; des coupes pratiquées sur des animaux pris à l'eau, en période de reproduction, m'ont toujours montré une coiffe cornée bien développée, recouvrant le tubercule; la figure 31 que j'en donne plus loin ne laisse aucun doute à cet égard.

Les tubercules cutanés ne sont pas les seules formations superficielles de la peau, il suffit d'examiner cette dernière sous un grossissement de dix fois pour constater qu'elle est finement chagrinée entre les tubercules; cet aspect est dû à la présence de protubérances épidermiques très petites et très nombreuses, particulièrement distinctes sur la face supérieure de la tête.

Les téguments présentent de nombreux orifices qui s'ouvrent à leur surface, ce sont les pores excréteurs des glandes cutanées; on en peut distinguer deux catégories, les uns criblent la peau sur tout le corps, ils débouchent directement au niveau de l'épiderme et sont très aisés à apercevoir, surtout sur la face ventrale du corps; les autres, bien plus malaisés à découvrir, semblent avoir échappé aux observateurs; ils sont situés au sommet des tubercules cutanés; si on examine ces derniers avec un grossissement assez puissant (environ 75 fois, objectif à immersion à eau du binoculaire de Zeiss), on aperçoit à leur sommet une petite dépression cratériforme; l'étude histologique montrera que c'est là un pore excréteur auquel aboutit un fin canal provenant d'une glande placée à la base même du tubercule.

b) TOPOGRAPHIE HISTOLOGIQUE DE LA PEAU

Des séries de coupes pratiquées dans la peau des diverses régions du corps mettent en évidence des différences notables, suivant les places. L'épaisseur propre de l'épiderme et du derme varie, il en est de même du rapport entre l'épaisseur de ces deux couches.

Les dérivés épidermiques, petits tubercules et glandes, la vascularisation de l'épiderme, celle du derme, les grands tubercules cutanés, toutes ces formations présentent des modifications suivant les régions.

L'épiderme comprend une couche superficielle de cellules très aplaties et cornées, qui se colorent en jaune par le Van Gieson et en noir opaque par l'hématoxyline au fer de Benda, c'est le

stratum corneum des auteurs. Cette première couche varie peu d'épaisseur; toutefois, elle présente un épaissement local au niveau des tubercules cutanés.

Au-dessous de cette première couche se place le *stratum intermedium*, constitué de trois et parfois de quatre assises de cellules, les plus superficielles possèdent des noyaux nettement aplatis, les noyaux des cellules plus profondes sont, au contraire, arrondis.

La couche la plus profonde de l'épiderme ou *stratum mucosum* est formée d'une assise de cellules plus grandes que les précédentes, à gros noyaux ovoïdes, dont le grand axe est perpendiculaire à la surface de la peau.

A la différence du *stratum corneum*, le *stratum intermedium* et le *stratum mucosum* présentent des variations notables d'épaisseur suivant les régions.

Le derme sur lequel repose le *stratum mucosum* épidermique varie lui aussi beaucoup d'épaisseur; il est formé de fibrilles conjonctives, tantôt assez régulièrement orientées, tantôt formant un lacs plus ou moins confus. C'est principalement dans la partie supérieure du derme que se localise le pigment et que circulent les vaisseaux cutanés, ce qui a conduit les auteurs à y décrire une zone vasculo-pigmentaire placée immédiatement au-dessous de l'épiderme.

Sur une coupé perpendiculaire à la surface de la peau, la ligne de séparation entre épiderme et derme présente un aspect très caractéristique et très frappant; au lieu d'être sensiblement rectiligne ou à peine ondulée comme chez *Triton palmatus* ou chez *T. marmoratus* (Fig. 29), elle est extraordinairement irrégulière. Cette irrégularité est due à la disposition des capillaires (*v*) qui s'élèvent du derme pour pénétrer profondément dans l'épiderme tout en restant entourés par une enveloppe conjonctive extrêmement mince (Fig. 28). J'ai déjà signalé ailleurs cette importante vascularisation de l'épiderme (DESPAX, 1914), son étude sera faite en détail plus loin.

Les structures épidermiques ou dérivées de l'épiderme sont les unes superficielles, les autres profondes; les premières sont constituées par les tubercules, si nombreux chez notre Euprocte; parmi eux, il faut distinguer deux types : les grands tubercules et les petites protubérances qui, placées entre eux, donnent à la

peau un aspect chagriné. L'étude histologique montrera que le derme concourt avec l'épiderme dans la constitution des premiers; je leur réserve, en conséquence, le nom de *tubercules cutanés*; les secondes, au contraire, sont des formations purement épidermiques que je désignerai sous le nom de *protubérances épidermiques*.

Les dérivés profonds de l'épiderme sont constitués par les glandes cutanées, formées d'acini isolés, enfouis dans le derme qui les entoure d'une enveloppe conjonctive interrompue seulement au pôle supérieur par où la glande reste en relation avec l'épiderme.

D'autres dérivés profonds de l'épiderme se présentent par endroits sous forme de petits massifs de cellules épidermiques sans caractères glandulaires qui se sont enfoncés dans le derme et ne restent en relation avec l'épiderme que par un prédoncule plus ou moins épais; je désigne ces formations sous le terme de *massifs épithéliaux sous-épidermiques*.

A la face supérieure de la tête (Fig. 26) la peau présente un épiderme d'épaisseur assez faible mais régulière; au-dessous du *stratum corneum* (c), le *stratum intermedium* n'offre que deux assises de cellules, la plus superficielle a des noyaux fortement aplatis, ils sont arrondis dans l'assise inférieure; le *stratum mucosum* est à peine plus épais que la couche précédente, les noyaux y sont nettement ovoïdes. Quelques granulations de pigment jaunâtre s'observent dans les espaces intercellulaires de l'épiderme.

A la surface de la peau les protubérances épidermiques (p) sont abondantes et présentent, dans cette région, leur maximum de développement; les tubercules cutanés (t), au contraire, sont petits et peu élevés.

La vascularisation de l'épiderme est relativement peu profonde, les capillaires (v) restent, en général, séparés du *stratum corneum* par deux rangs au moins de cellules.

Les glandes (g) sont peu nombreuses, assez distantes les unes des autres et généralement aplaties, leur coupe se présente en ellipse à grand axe parallèle à la surface de la peau; toutefois, les glandes placées à la base des tubercules cutanés sont à peu près sphériques.

Le derme est peu épais, à fibrilles régulièrement orientées; le

pigment y est abondant, surtout dans sa zone supérieure, il s'y présente à la fois sous la forme de gros éléments noirs (*a*) et de traînées de granulations jaunâtres, ces dernières sont, le plus souvent, superficielles.

Cette couche pigmentaire se divise en deux au niveau des glandes, une partie des éléments pigmentaires passant sous leur pôle inférieur.

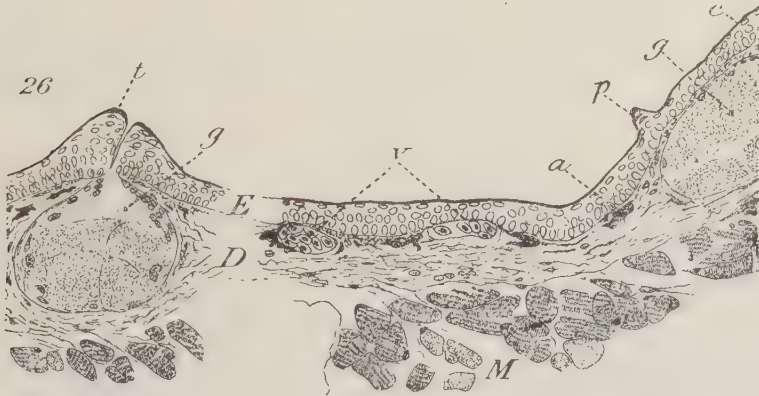


FIG. 26. — *Euproctus asper*. Coupe de la peau (face supérieure de la tête). D. Derme; E. épiderme; M. musculature sous-cutanée; a. amas pigmentaires; c. *stratum corneum*; g. glandes cutanées (du type granuleux); p. protubérance épidermique; t. tubercule cutané; v. capillaires [$\times 100$].

Sur la région dorsale du corps la peau conserve, à peu de chose près, les caractères qu'elle présente à la face supérieure de la tête; à peine peut-on noter, comme différences, une légère augmentation d'épaisseur de l'épiderme et la diminution du nombre des protubérances épidermiques.

A la face inférieure de la tête, sous la gorge, l'épiderme est peu épais; le *stratum corneum* est très mince, le *stratum intermedium* sous-jacent est formé tout entier par trois assises de cellules aplaties, le *stratum mucosum*, au contraire, est composé de grandes cellules cubiques ou cylindriques à noyaux allongés qui contrastent avec l'aplatissement des cellules sus-jacentes.

L'épiderme ne présente aucune formation faisant saillie à la surface. Il n'y a pas pénétration des capillaires dans l'épiderme.

Les glandes sont rares, peu volumineuses, elles présentent là leur aplatissement maximum.

Le derme est aussi épais que l'épiderme ou, par places, un peu plus épais que lui; le pigment localisé dans la zone vasculaire supérieure est peu abondant, il se présente sous la forme de trainées de granulations jaunâtres, quelques rares taches de pigment noir s'observent aux abords des glandes.

Dans la région moyenne des flancs (Fig. 27), l'épiderme est analogue à celui du dos, mais il y est un peu plus épais, on y observe de nombreuses protubérances épidermi-



FIG. 27. — *Euproctus asper*. Coupe de la peau (région des flancs). — gm. Glande cutanée (du type muqueux); les autres lettres comme dans la figure précédente [$\times 100$].

ques (*p*) et des tubercules cutanés; sa vascularisation est plus riche.

Les glandes cutanées sont très nombreuses, souvent disposées par groupes, elles atteignent dans cette région leur taille maxima; entre les grosses glandes du type granuleux (*g*) s'intercalent quelques glandes du type muqueux (*gm*) plus petites et moins nombreuses.

Le derme est particulièrement épais; il peut atteindre, par endroits, une épaisseur six ou sept fois supérieure à celle de l'épiderme qui le recouvre. Le pigment, abondant, est localisé dans sa zone supérieure.

La peau des flancs en arrière des aisselles, dans sa zone d'union avec la peau de la région ventrale du corps,

présente un épiderme d'épaisseur minima; en effet, au-dessous d'un *stratum corneum* très mince, le *stratum intermedium* n'est formé que de deux assises cellulaires dont la plus superficielle est fortement aplatie, le *stratum mucosum* lui-même offre des noyaux relativement peu volumineux et peu allongés.

L'épiderme, comme celui de la gorge, ne présente aucune formation en relief; la vascularisation est plus abondante et la pénétration des capillaires dans l'épithélium épidermique plus profonde.

Les glandes restent peu nombreuses mais atteignent des dimensions moyennes.

Le derme atteint presque partout une épaisseur double de celle de l'épiderme; le pigment est formé par une mince couche d'éléments granuleux, jaunâtres, appliquée contre la face profonde de l'épiderme, les taches de pigment noir y sont très rares et de petites dimensions.

Sur la face ventrale du corps (Fig. 28), dans la région abdominale, la peau est caractérisée par les variations considérables d'épaisseur de l'épiderme. Cette particularité est due au développement de la vascularisation cutanée, c'est dans cette région que les capillaires (*v*) sont les plus grands, les plus nombreux et placés le plus superficiellement. A son maximum d'épaisseur, entre les vaisseaux et entre les glandes, l'épiderme comprend quatre assises de cellules à noyaux volumineux, placées au-dessous d'un *stratum corneum* assez épais.

La surface de l'épiderme ne présente aucune formation en saillie, mais elle est légèrement ondulée et plissée.

Les glandes sont relativement nombreuses et de taille moyenne.

On observe des massifs de cellules épidermiques de la taille d'une petite glande, qui font saillie au-dessous de la couche profonde de l'épiderme en s'enfonçant dans le derme sous-jacent. Ces massifs épithéliaux sous-épidermiques restent en relation avec l'épiderme par un pédicule plus ou moins épais, entouré d'une boucle vasculaire. Cette formation très particulière ne se rencontre que dans la peau de la région abdominale.

Le derme est presque partout plus épais que l'épiderme; la pigmentation est peu développée et consiste en amas d'éléments noirs, placés en général près des capillaires.

Sur la queue, la peau présente un épiderme d'épaisseur très variable; cependant, dans son ensemble, l'épiderme est ici plus épais que dans les régions que nous venons de décrire. Cette augmentation d'épaisseur est due, en partie, au *stratum corneum*

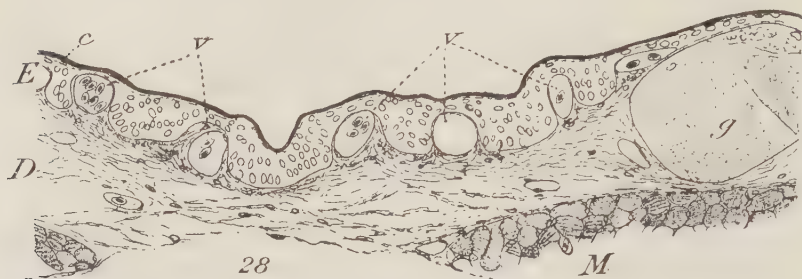


FIG. 28. — *Euproctus asper*. Coupe de la peau (région abdominale). — E. Epiderme d'épaisseur très irrégulière, pénétré par les capillaires superficiels (v) [$\times 100$].

mais plus encore au fait que la couche de cellules la plus profonde du *stratum intermedium* présentent une taille et un aspect analogue à ceux des cellules du *stratum mucosum*; leurs noyaux au lieu d'être arrondis sont, en effet, ovoïdes, à grand axe perpendiculaire à la surface.

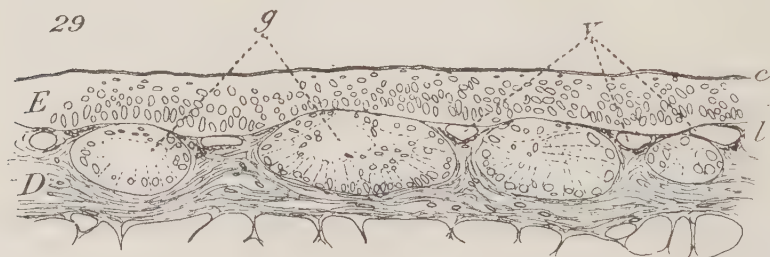


FIG. 29. — *Triton marmoratus*. Coupe de la peau (région abdominale). — Les capillaires cutanés (v) circulent dans la zone limite (l) entre derme (D) et épiderme (E); g. glandes cutanées (toutes du type muqueux) [$\times 100$].

Les formations superficielles atteignent un grand développement; ainsi qu'il a été noté plus haut, c'est la base de la queue qui porte les tubercules cutanés les plus volumineux, quelques petites protubérances épidermiques sont éparées entre ces grands tubercules,

Les glandes sont nombreuses, grandes, presque régulièrement sphériques.

La vascularisation de l'épiderme, quoique nette et profonde, est cependant moins riche qu'à la face ventrale de l'abdomen.

Le derme varie d'épaisseur suivant les places, il présente une pigmentation abondante formée d'amas noirs et de granulations jaunâtres, les premiers sont placés dans la zone vasculaire, les secondes se rencontrent aussi au même niveau, mais elles remontent plus haut jusqu'au contact de la couche épidermique profonde.

c) FORMATIONS TÉGUMENTAIRES SUPERFICIELLES

J'ai déjà mentionné la distinction qu'il convenait de faire entre les protubérances épidermiques et les tubercules cutanés. J'étudierai successivement la structure histologique de ces deux sortes de productions tégumentaires.

1. Protubérances épidermiques.

Ces productions épidermiques, de faible relief et de petite taille, sont éparses entre les grands tubercules cutanés, elles sont particulièrement nombreuses et développées à la face supérieure de la tête (Fig. 26, *p*) et c'est sur des coupes de la peau pratiquées dans cette région que nous étudierons leurs structure histologique.

Sur coupes perpendiculaires à la surface, ces protubérances apparaissent (Fig. 30) comme un petit massif de cellules appartenant aux assises superficielles du *stratum intermedium* (*i*), ces cellules s'élèvent au-dessus du niveau moyen des assises dont elles proviennent et se trouvent placées en saillie. Ce petit massif, ainsi surélevé, est recouvert par le *stratum corneum* (*c*) légèrement épaissi et fortement rembruni.

Les cellules placées immédiatement en dessous du *stratum corneum* affectent la forme très spéciale de petites coupelles superposées, leur face convexe est tournée vers le sommet de la protubérance, elles s'emboîtent les unes sur les autres par leur face concave; leurs noyaux (*n*) se présentent en coupe sous l'aspect de croissants à convexité supérieure. Ces noyaux, sur des coupes traitées par l'hémalum, se colorent plus fortement que les noyaux voisins.

Les cellules en coupelle reposent sur un petit groupe de cellules basilaires (*b*) situées au niveau normal de la couche supérieure du *stratum intermedium*.

Des granulations pigmentaires (*a*) jaunâtres pénètrent dans les espaces intercellulaires séparant les cellules en coupelle, ainsi qu'entre les cellules basilaires.

On voit qu'il s'agit là de formations purement épidermiques et que seules les couches superficielles de l'épiderme interviennent dans leur constitution. En outre, aucune relation ne s'établit entre ces protubérances et les glandes de la peau. Ce sont là autant de différences qui les séparent des tubercules cutanés.

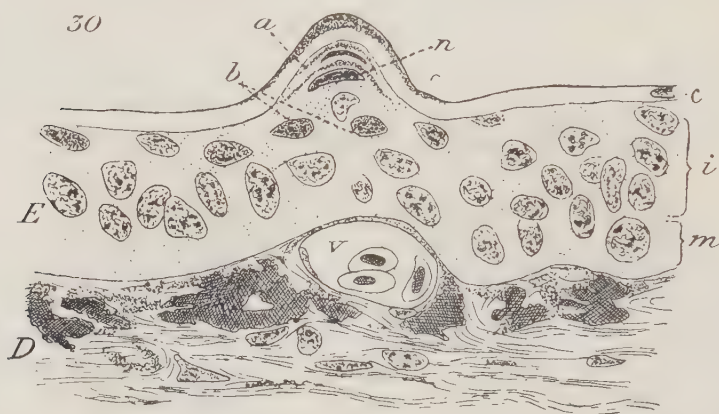


FIG. 30. — *Euproctus asper*. Coupe d'une protubérance épidermique de la face supérieure de la tête. — *D*. Derme; *E*. épiderme; *c*. *stratum corneum*; *i*. *stratum intermedium*; *m*. *stratum mucosum*; *a*. amas pigmentaires entre les cellules « en coupelles »; *b*. noyaux des cellules basilaires; *n*. noyaux en croissant des cellules « en coupelles »; *v*. capillaire cutané [$\times 525$].

Ces protubérances épidermiques ne sont pas spéciales à l'Euprocte des Pyrénées, elles se rencontrent chez les Tritons proprement dits chez qui elles ont été signalées depuis longtemps par LEYDIG (1876, 2, p. 298); cet auteur les a trouvées chez *T. cristatus*, *T. alpestris*, *T. helveticus (palmatus)*, *T. taeniatus* et il les figure dans cette dernière espèce (pl. XX, fig. 14); il attire l'attention sur les différences très notables que présentent ces structures suivant qu'on les observe sur des individus pris au moment de la reproduction pendant leur séjour à l'eau ou, au contraire, après cette période durant leur vie terrestre. J'ai pu vérifier moi-

même, sur *Triton palmatus*, pris durant l'hibernation, que ces protubérances épidermiques avaient la même constitution histologique que chez l'Euprocte des Pyrénées, mais qu'elles étaient, toutes proportions gardées, plus développées que chez ce dernier. Il convient d'ajouter que mes coupes ont été faites sur des Euproctes pris pendant la vie aquatique ⁽¹⁾.

2. Grands tubercules cutanés.

Les tubercules cutanés parsemant la peau des Euproctes, ont attiré de tout temps l'attention des auteurs qui se sont occupés de ces animaux.

Dès 1875, WIEDERSHEIM, dans son étude sur *Euproctus Rusconi*, notait que : « Die oben besprochenen Tubercula erregen mein Interesse in hohem Grad. » En 1881, MARIO LESSONA revenant sur le même sujet et comparant les deux Euproctes corse et sarde, s'exprime ainsi en parlant d'*E. Rusconi* : « ... la pelle esaminata semplicemente ad occhio nudo attrae l'attenzione pel suo singolare aspetto. »

Enfin, en 1910, ROULE, étudiant ces productions cutanées chez *E. asper*, y attache une importance considérable.

On a vu plus haut sous quel aspect se présentent ces tubercules chez *E. asper*. Pour étudier leur constitution histologique, je me suis surtout adressé aux tubercules de la base de la queue que leur très grande taille rend particulièrement propice aux recherches; l'examen de coupes pratiquées dans la peau d'autres régions du corps m'a d'ailleurs montré que les tubercules cutanés ont partout la même structure et ne diffèrent entre eux que par leurs proportions.

Des fragments de peau portant des tubercules ont été traités par les méthodes habituelles d'inclusion à la paraffine et débités en séries de coupes. Ces coupes ont été colorées sur lames par l'hémalun-éosine et surtout par les méthodes de Mallory et de Van Gieson, ces deux dernières, colorant électivement le tissu conjonctif, se sont montrées très utiles pour mettre en évidence les rapports du derme et de l'épiderme.

⁽¹⁾ On verra plus loin que ces structures se retrouvent chez *E. montanus* et paraissent faire défaut chez *E. Rusconi*.

Un tubercule cutané (Fig. 31) se montre formé de deux parties : l'une épidermique, l'autre dermique ⁽¹⁾; il consiste essentiellement en une papille conjonctive (*d*) que coiffe une calotte épithéliale conique.

L'épiderme (*E*), formant ce que l'on peut désigner comme l'écorce du tubercule, est fortement épaissi, particulièrement au sommet et près du sommet du cône; latéralement, il se raccorde



FIG. 31. — *Euproctus asper*. Coupe d'un tubercule cutané de la base de la queue. — *D*. Derme; *E*. épiderme; *G*. glande tuberculaire; *a*. collet de la glande; *c*. *stratum corneum* épaissi au sommet du tubercule; *d*. papille dermique; *e*. canal excréteur glandulaire; *f*. fibres lisses de la tunique musculaire de la glande; *i*. couches supérieures épaissies du *stratum intermedium*; *m*. *stratum mucosum*; * pore excréteur apical [$\times 220$].

à l'épiderme du reste du corps par un amincissement graduel.

L'épaississement de l'épiderme intéresse ses trois couches.

Le *stratum corneum* (*c*) atteint, vers le sommet du cône tuber-

⁽¹⁾ Il est donc inexact de dire, comme le fait DEHAUT (1910, p. 26), que ces rugosités... sont constituées par un amas compact de cellules épidermiques.

culaire, une épaisseur au moins triple de celle qu'il présente ailleurs; il est là fortement rembruni et présente, vis-à-vis de certains colorants, des affinités particulières. Par le Mallory, il se colore en brun noirâtre, alors que partout ailleurs il prend sous l'action de ce colorant une teinte jaune orangé. Le Van Gieson, qui le colore partout en jaune clair, lui donne ici une teinte brun noir. L'hématoxyline au fer de Benda colore toute la masse du *stratum corneum* en noir opaque; au contraire, l'emploi des deux autres réactifs permet d'y déceler deux zones, la première superficielle, plus sombre, la seconde profonde, plus claire.

Le *stratum intermedium* (i) est composé ici de quatre assises de cellules; à l'inverse de ce qui s'observe ailleurs, les deux assises supérieures ne sont pas aplaties, les cellules sont volumineuses, leurs noyaux restent arrondis mais deviennent moins visibles; l'action des colorants montre que ces cellules ont commencé à se transformer en cellules cornées, le Mallory et le Van Gieson colorent ces deux assises de la même teinte que la couche cornée normale; l'hématoxyline au fer de Benda colore en noir opaque la plus superficielle, mais non l'autre. Le sommet du tubercule paraît donc recouvert d'un *stratum corneum* à deux ou trois assises cellulaires. Les deux assises profondes du *stratum intermedium* sont formées de grandes cellules polygonales reliées entre elles par des ponts intercellulaires.

Le *stratum mucosum* (m) est formé vers le sommet de la papille dermique, qu'il recouvre directement, par des cellules différant peu de celles qui les surmontent; sur les flancs de la papille, au contraire, les noyaux de la couche profonde de l'épiderme s'allongent considérablement ainsi que leurs noyaux.

A mesure que l'on descend sur les flancs du tubercule, les couches supérieures du *stratum intermedium* s'aplatissent et, vers la base, l'épiderme reprend son épaisseur et son aspect normaux.

La portion conjonctive du tubercule est constituée par un massif dermique (d) dépassant le niveau moyen du derme (D) et contenant toujours une glande cutanée (G) qui diffère par certains caractères des glandes avoisinantes. Cette glande est généralement piriforme au lieu d'être plus ou moins régulièrement sphérique et elle est située à un niveau légèrement supérieur à celui des autres glandes granuleuses. Le derme présente d'ordinaire, au voisinage du pôle supérieur de la glande,

plusieurs vaisseaux capillaires (*v*). Du pigment noir se localise vers la base et les flancs du tubercule, tandis que le pôle supérieur de la glande est entouré par des amas de granulations jaunâtres.

Cette glande, que l'on peut désigner sous le nom de glande tuberculaire, présente un canal excréteur (*e*) très fin, le plus souvent rectiligne, rarement un peu contourné; il traverse toute l'épaisseur de la coiffe épidermique et débouche, dans la plupart des cas, exactement au sommet du tubercule, qui présente en ce point un enfoncement cratériforme (*). Cette disposition est due à l'invagination de la couche cornée, celle-ci fournit la paroi interne du canal excréteur jusqu'au point de réunion avec le pôle supérieur de la glande.

Les auteurs ne mentionnent pas l'existence de ce canal. Si l'on songe que la peau d'Euprocte constitue un matériel des plus difficiles à couper (¹), et qu'il est rare d'obtenir des séries bien complètes et que, d'autre part, le canal est fort étroit, on comprendra que ces difficultés techniques aient pu le faire passer inaperçu.

On voit que, chez *E. asper*, coexistent deux types distincts de productions tégumentaires superficielles : les unes purement épidermiques, les autres dans la constitution desquelles le derme et l'épiderme interviennent à la fois. J'ai déjà fait remarquer que les premières se retrouvent chez les Tritons proprement dits, quant aux secondes elles sont parfois considérées comme propres aux Euproctes et elles constitueraient un caractère important les distinguant des Tritons vrais. J'examinerai plus loin le bien fondé de cette façon de voir.

d) FORMATIONS TÉGUMENTAIRES PROFONDES

Il existe, chez *E. asper*, deux sortes de formations tégumentaires profondes : les massifs épithéliaux sous-épidermiques et les glandes cutanées; massifs épithéliaux et glandes cutanées, bien que situés tous deux dans

(¹) Par suite de la nature cornée de la coiffe épidermique, les tubercules offrent une grande résistance au rasoir. L'emploi du xylol, avant l'inclusion, durcit encore exagérément la peau et il est préférable de substituer le toluène au xylol si l'on veut obtenir plus sûrement des séries de coupes complètes.

le derme, sont des dérivés épidermiques qui conservent toujours des relations avec la couche superficielle de la peau dont ils proviennent; les premiers sont, à ma connaissance, des formations propres à *E. asper*, les glandes cutanées, au contraire, ne présentent dans cette espèce aucune particularité digne de remarque, ce qui me permettra d'être très bref à leur égard.

1. Massifs épithéliaux sous-épidermiques.

J'ai déjà noté, dans un paragraphe précédent, les caractères histologiques propres à la peau de la région abdominale; l'un

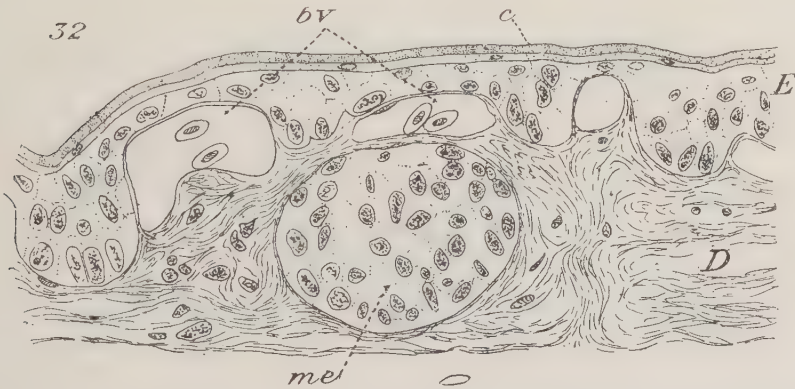


FIG. 32. — *Euproctus asper*. Coupe d'un massif épithélial sous-épidermique (peau de l'abdomen, région pré-pubienne). — *me*. Massif épithélial; *bv*. boucle vasculaire [$\times 250$].

des plus frappants consiste dans les variations considérables d'épaisseur de l'épiderme, en relation avec le développement exceptionnel de la vascularisation des téguments dans cette région du corps.

En examinant des coupes perpendiculaires à la surface de la peau de l'abdomen, on rencontre, par places, de singulières formations constituées par des massifs cellulaires, placés dans l'épaisseur du derme qui, dans certaines coupes, les environne de toutes parts (Fig. 32, *me*).

Ces massifs cellulaires, par leur situation et leur forme arrondie, éveillent d'abord l'idée de glandes d'une nature particulière. mais cette ressemblance est toute superficielle et le moindre examen suffit à faire écarter une pareille assimilation.

En effet, d'une part, les cellules qui composent ces massifs sont nombreuses, serrées les unes contre les autres, elles ne laissent entre elles aucune cavité où puisse s'accumuler un produit de sécrétion quelconque; elles n'offrent aucun caractère de cellules sécrétrices, par leur aspect et par celui de leurs noyaux, par leurs affinités avec les divers colorants employés (Hémalun-éosine, hémalun-Van Gieson, hématoxyline au fer de Benda), elles se montrent absolument semblables aux cellules épidermiques profondes.

D'autre part, en examinant ces structures sur une série de coupes complète, on s'aperçoit vite qu'elles se relient à l'épi-

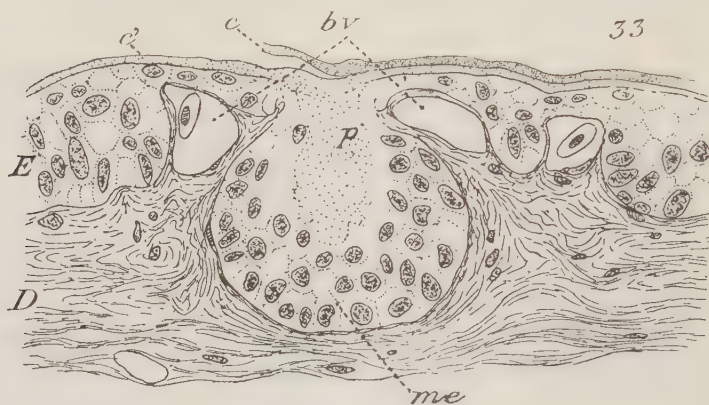


Fig. 33. — Coupe du même massif passant par le pédoncule. — *p*. Pédoncule rattachant le massif (*me*) à l'épiderme (*E*); *bv*. boucle vasculaire; le sujet a été fixé peu avant une mue; *c*. *stratum corneum* s'exfoliant; *c'*. couche qui le remplace à la mue [$\times 250$].

derme par un pédoncule (Fig. 33, *p*) plus ou moins épais. Au point de raccord du pédoncule et de l'épiderme, le *stratum corneum* présente, le plus souvent, une simple dépression plus ou moins marquée, parfois la couche la plus superficielle de l'épiderme s'invagine jusque dans le pédoncule lui-même, une telle disposition présente alors une ressemblance superficielle avec celle du canal excréteur des glandes cutanées.

Sur les coupes passant par le pédoncule, on constate toujours sur ses côtés, la présence de deux capillaires superficiels, d'assez fort calibre, et l'étude des coupes voisines montre qu'il s'agit là d'une boucle vasculaire (*bv*) entourant le pédoncule du massif sous-épidermique.

Ces structures paraissent propres à *E. asper*, du moins les divers auteurs qui ont étudié la peau des Urodèles paléarctiques n'y décrivent rien de semblable; elles ne sont rien d'autre qu'une exagération de cette irrégularité d'épaisseur de l'épiderme, si remarquable dans la peau de la plupart des régions du corps; leur présence dans la peau de l'abdomen semble être due à l'importance toute particulière que prend, dans cette région, la vascularisation épidermique. Il est probable que, durant la période de croissance de l'animal, une boucle vasculaire, pénétrant dans l'épiderme, y entoure presque complètement une portion des couches moyennes et profondes; gêné dans son accroissement latéral par la présence de ces vaisseaux, cet îlot épidermique se développe en profondeur et parvient à former ces massifs sous-épidermiques « en champignon » qui demeurent en relation avec l'épiderme par un pédoncule qu'étrangle la bouche vasculaire.

2. Glandes cutanées.

Les glandes cutanées sont des glandes acineuses placées sous l'épiderme et entourées par le derme qui les enveloppe de toute part et ne s'interrompt qu'à leur pôle supérieur pour laisser passage au canal excréteur, celui-ci traverse l'épiderme et débouche à sa surface; l'origine épidermique de ces formations profondes a d'abord été indiquée par SEEK (1891), admise par HEIDENHAIN (1893) et par NICOGLU (1893) elle a été définitivement établie par ANCEL (1902) et par NIRENSTEIN (1908).

La fonction venimeuse des glandes cutanées des Batraciens est bien connue, elle a fait l'objet d'un très grand nombre de recherches dont on trouvera un exposé très complet dans le beau travail que M^{me} PHISALIX a consacré en 1922 aux Animaux venimeux et à leurs venins.

Les glandes cutanées d'*E. asper*, quand on les compare à celles des autres Salamandrides, ne présentent aucune différence importante. On retrouve, chez cette espèce, les deux types de glandes habituels : les grosses glandes dites « glandes à venin » ou « glandes granuleuses » et les petites glandes ou « glandes muqueuses ». Les premières sont de beaucoup les plus nombreuses, j'ai déjà indiqué leur répartition dans le paragraphe consacré à la topographie histologique de la peau; à ce sujet, un seul fait est digne de remarque, c'est la pré-

sence de glandes granuleuses bien développées dans la peau de la face ventrale du corps, alors que chez beaucoup de Batraciens on n'observe dans cette région que des glandes muqueuses, la comparaison entre les figures 28 et 29 montrera nettement cette différence telle qu'on l'observe entre *Trilon marmoratus* et *E. asper*.

Les glandes granuleuses varient de taille suivant les régions, les plus grandes sont placées dans la région moyenne des flancs où leur plus grand diamètre est, en moyenne, de 350 μ et peut même atteindre 400 μ , elles sont encore de grande taille sur les côtés de la base de la queue, partout ailleurs elles sont généralement plus petites.

Dans la région latérale de la tête, les glandes granuleuses ne présentent aucun développement spécial, elles ne se groupent pas pour former les massifs glandulaires que l'on trouve ailleurs et qui ont reçu le nom de glandes parotoïdes.

Les glandes contenues dans les papilles dermiques (Fig. 31), qui forment la base des tubercules cutanés, appartiennent au type des glandes granuleuses, elles en diffèrent cependant par leur position à un niveau légèrement supérieur à celui des autres glandes, par leur contour généralement piriforme et par leur contenu plus finement granuleux et d'apparence plus homogène; elles possèdent, en outre, une enveloppe de fibres musculaires lisses (*f*) plus développée que celle de toutes les autres glandes; leur canal excréteur (*e*) est plus long.

Les glandes muqueuses sont rares, elles sont disséminées dans la peau de la région ventrale du corps et surtout sur les flancs (Fig. 27, *gm*), elles sont de taille plus faible que les glandes granuleuses, leur plus grand diamètre varie entre 99 et 150 μ .

e) VASCULARISATION DES TÉGUMENTS

J'ai déjà signalé, dans le paragraphe relatif à la topographie histologique de la peau, l'extraordinaire irrégularité d'épaisseur de l'épiderme d'*Euproctus asper* due à la position très superficielle de certains capillaires cutanés; cette vascularisation de la peau a attiré mon attention dès le début de mes recherches et je lui ai consacré une courte note, parue en 1914 (DESPAX, 1914). Les dispositions anatomiques que j'ai décrites et dont le retentissement sur les fonctions respiratoires de l'animal ne paraît pas douteux, sont d'autant plus remarquables qu'*E. asper* possède

des poumons réduits que CAMERANO (1896) considère comme déjà en voie de régression, il se trouverait ainsi dans un état intermédiaire entre l'état pulmoné et l'état apneumone; ce dernier est d'ailleurs réalisé chez *E. montanus*.

Depuis la découverte par WILDER (1894) de l'apneumie chez certains Urodèles, toute une série de travaux a été inspirée par le désir de rechercher les organes qui suppléent à l'absence des poumons; de nombreux auteurs ont étudié la vascularisation de la peau et plusieurs ont été ainsi conduit à examiner la question de la vascularisation des épithéliums, épithélium épidermique ou épithéliums de certaines muqueuses; il me paraît utile d'exposer brièvement ces derniers travaux, afin de permettre d'apprécier à leur valeur les dispositions anatomiques d'*E. asper*.

1. Historique des travaux relatifs à la vascularisation de la peau et des muqueuses.

MAURER (1897) publie, dans le *Morphologische Jahrbuch*, un travail intitulé « Blutgefässe im Epithel »; il s'agissait de la pénétration des capillaires dans l'épithélium de la muqueuse du palais de la Grenouille; contrairement aux habitudes allemandes, cette étude péchait par le manque de documentation bibliographique.

Elle fut suivie de plusieurs publications dans lesquelles LEYDIG (1898), BETHGE (1898) et H. JOSEPH (1898) remettaient la question au point et énuméraient les faits déjà connus.

H. JOSEPH, en particulier, donne, sur le sujet, un historique et une bibliographie très détaillés, tirés, en partie, d'un travail antérieur de SIGMUND MAYER (1892).

On sait que, chez les Batraciens, la place normale des capillaires superficiels de la peau est située immédiatement au-dessous de l'épiderme, à la limite supérieure du derme; la zone dermique, ainsi irriguée, est généralement riche en éléments pigmentaires, ce qui lui a valu d'être désignée par les auteurs sous le nom de zone vasculo-pigmentaire (Fig. 29, *l*). Les capillaires s'y disposent en réseau dont les mailles entourent la partie supérieure des diverses glandes; ces relations entre les glandes et les capillaires sont très constantes, de telle sorte qu'en observant un lambeau de peau par transparence, on aperçoit l'ouverture

des canaux excréteurs plus ou moins étroitement entourée par une maille du réseau capillaire.

Cette disposition superficielle des capillaires peut encore s'accentuer : LEYDIG (1876, 2, p. 291) décrit et figure (Taf. XIX, fig. 10 et 11; Taf. XXI, fig. 29) une disposition particulière des capillaires de la peau chez *Menopoma giganteum*; dans cette espèce, les capillaires s'élèvent au-dessus de la couche supérieure du derme et pénètrent dans les papilles épidermiques qui parsèment la peau; ils s'y présentent sous forme de boucles plus ou moins contournées et repliées sur elles-mêmes, ils se relient au réseau vasculaire sous-jacent, sans se ramifier dans les papilles; LEYDIG (1898, p. 152), revenant plus tard sur ce sujet, fait expressément remarquer que : « die Blutcapillaren durchweg zwar mehrfach sich krümmen und schlängeln aber doch nur in Schleifenform zur Lederhaut zurückbingen ohne sich innerhalb der Epidermis netzartig zu verbinden. » Les figures auxquelles je renvoie plus haut sont parfaitement explicites à cet égard.

Une disposition tout à fait comparable se retrouve chez la grande Salamandre du Japon, *Megalobatrachus maximus* TSCHUD. Elle est bien figurée par M^{me} PHISALIX (1922, t. II, pp. 56, 57, fig. 49, 50).

En 1879, LEYDIG signale, chez *Pleurodeles Waltlii* MICH., un nouveau cas de vascularisation superficielle qu'il rapproche de celui qu'il avait le premier constaté chez *Menopoma giganteum*. Chez le Pleurodèle, il remarque l'abondance des capillaires cutanés et leur grand diamètre; certains d'entre eux, dit cet auteur, se trouvent si directement sous les cellules de la couche muqueuse que cela donne parfois l'apparence qu'ils s'élèvent directement contre l'épiderme, mais la présence de pigment à la limite des vaisseaux permet d'admettre encore une mince couche conjonctive. La figure qui accompagne la description montre une boucle vasculaire repoussant la couche muqueuse de l'épiderme et pénétrant jusqu'au niveau moyen du *stratum intermedium*.

Il n'est pas sans intérêt de noter en passant que, dans ce travail, LEYDIG, après avoir marqué les différences qui séparent le Pleurodèle de Waltl des Tritons indigènes d'Allemagne attire l'attention sur la similitude d'aspect du Pleurodèle et de l'Euprocte de Rusconi. (Une note montre que l'auteur désigne ici, sous ce nom, l'Euprocte pyrénéen dont LATASTE lui avait envoyé trois individus pris au lac d'Oncet.)

MAURER (1898) décrit, chez des Anoures, *Rana esculenta* et *R. fusca*, une disposition temporaire des capillaires de la peau à l'époque de la métamorphose. Chez ces Batraciens se développe, à ce moment, un riche réseau capillaire sous-épithélial qui envoie des prolongements jusque dans l'épiderme, où ils atteignent, par places, l'assise basale de la couche la plus superficielle. Cette vascularisation de la peau serait en relation avec une respiration cutanée particulièrement importante à un moment où, les branchies disparaissant, la respiration pulmonaire n'est pas encore complètement établie.

Enfin, parmi les Apodes, les SARASINS (1887-1893) signalent les relations des capillaires avec les espaces intercellulaires de l'épiderme chez *Ichthyophis glutinosus*.

Plus récemment, FUHRMANN (1913) a publié un mémoire sur les organes respiratoires des *Typhlonectes*. Ce travail a pour moi une importance particulière, car la disposition très superficielle des capillaires cutanés qu'il décrit et figure chez ces Apodes, présente de frappantes analogies avec ce que j'ai observé chez l'Urodèle pyrénéen.

2. Disposition des vaisseaux cutanés superficiels chez *Euproctus asper*.

L'étude des vaisseaux cutanés superficiels et de leurs ramifications ultimes a été faite sur des individus pris au lac d'Oncet. Ces animaux ont été fixés in toto, sur les lieux de capture, en les plongeant vivants dans le liquide de Bouin. Sur des individus ainsi traités, l'étude de la vascularisation cutanée peut se faire sans qu'il soit nécessaire de recourir à des injections, les vaisseaux superficiels restent bourrés d'hématies; sur coupes, on distingue alors les capillaires avec la plus grande netteté, en particulier lorsqu'on emploie l'hématoxyline au fer de Benda combinée à l'éosine qui colore intensément les hématies; pour bien mettre en évidence les relations des vaisseaux avec l'épiderme, il est indispensable d'employer des colorants spécifiques du tissu conjonctif tels que le Mallory et le Van Gieson.

J'ai déjà signalé, à plusieurs reprises, l'aspect très spécial sous lequel se présente l'épiderme examiné sur une coupe de la peau perpendiculaire à la surface : la ligne de démarcation entre le derme et l'épiderme, au lieu d'être régulière et presque rectiligne, est fortement ondulée et l'épaisseur de l'épiderme est extraordinairement variable.

Cette disposition s'observe avec le plus de netteté sur la peau de la région abdominale (Fig. 28). Le derme (*D*) y est formé, dans sa partie profonde, de longues fibrilles nettement orientées, dans sa partie moyenne et supérieure, les fibrilles, plus ondulées, se disposent plus confusément. L'épiderme (*E*) est toujours moins épais que le derme; à son maximum d'épaisseur, il est composé d'environ quatre assises de cellules à noyaux assez volumineux, placées sous un *stratum corneum* relativement épais. L'ensemble des diverses assises épidermiques mesure là 50 à 60 μ d'épaisseur.

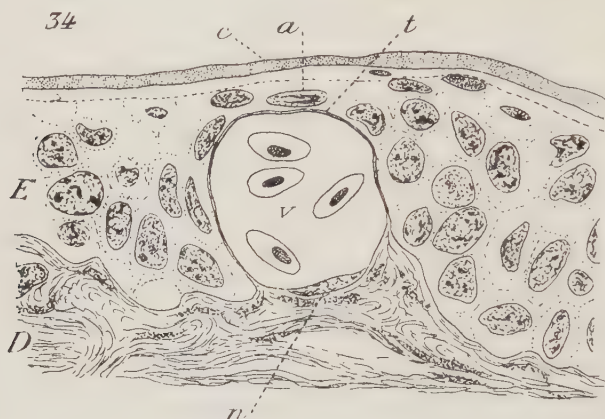


Fig. 34. — *Euproctus asper*. Position d'un capillaire superficiel dans l'épiderme de la peau de l'abdomen. — *D*. Derme; *E*. épiderme; *a*. noyau aplati de la couche superficielle du *stratum intermedium*; *c*. *stratum corneum*; *n*. noyau de l'endothélium du capillaire; *t*. tunique conjonctive [$\times 525$].

Les capillaires (*v*) sont très nombreux, leur position frappe immédiatement l'observateur : au lieu de circuler dans la zone superficielle du derme, sous le *stratum mucosum* épidermique, ils paraissent presque entièrement intra-épidermiques. Ces vaisseaux semblent refouler l'épiderme devant eux et ils y pénètrent si profondément que la paroi supérieure de certains capillaires n'est plus séparée du *stratum corneum* que par une seule assise de cellules aplaties (Fig. 34, *a*). En ces points, l'épiderme ne mesure plus que 9 à 10 μ d'épaisseur.

L'extrême irrégularité d'épaisseur de l'épiderme est donc due à la pénétration des capillaires cutanés dans l'épithélium épidermique.

Ces vaisseaux sont presque entièrement entourés par les cellules épidermiques, la partie inférieure de leur paroi restant seule en relation avec la zone supérieure du derme. Cette disposition est si générale et si prononcée qu'il devient difficile de parler ici d'une zone vasculo-pigmentaire dermique. Néanmoins, ces vaisseaux, si superficielle que soit leur position, ne sont pas en contact direct avec les cellules épithéliales qui les entourent.

On a vu que LEYDIG (1879), en décrivant les capillaires les plus superficiels de *Pleurodeles Wallii*, avait admis que ces vaisseaux, en contact apparent avec les cellules profondes de l'épiderme, en restaient cependant séparés par une très mince couche conjonctive, indiquée seulement par la présence de quelques éléments pigmentaires.

Chez l'Euprocte des Pyrénées, l'examen de coupes colorées par le Mallory ou le Van Gieson, montre l'existence d'une tunique (Fig. 34, *t*) conjonctive, revêtant les capillaires et les accompagnant dans leur pénétration entre les cellules de l'épiderme.

Cette enveloppe conjonctive est toujours présente, quoique parfois d'une minceur extrême. Elle apparaît, sur les coupes, comme un trait fin, bleu ou rouge, suivant le colorant employé, cernant étroitement le vaisseau.

La peau de presque toutes les régions du corps présente une vascularisation analogue à celle que je viens de décrire dans la région abdominale; seule la peau de la gorge fait exception, les capillaires n'y quittent pas la couche dermique et circulent à la limite entre derme et épiderme. Partout ailleurs, les capillaires entrent en relation avec l'épiderme et sont toujours plus ou moins superficiels; l'épaisseur de la couche épidermique qui les sépare de la surface est d'autant plus réduite que l'on se rapproche davantage de la région ventrale. Le nombre des capillaires varie aussi suivant les places, ces différences de détail ont été signalées plus haut.

Les capillaires de la peau, déjà si remarquables par leur position, présentent, en outre, des dimensions très considérables. La section de ces vaisseaux est généralement ovale et il y a lieu de considérer leur plus grand et leur plus petit diamètre.

Les dimensions varient suivant les régions :

Dans la région abdominale, le plus grand diamètre des capillaires est compris entre 20 et 60 μ , avec une moyenne de 41 μ

environ; leur plus petit diamètre varie entre 20 et 48 μ , avec une moyennede 32,4 μ .

Dans la région latérale des flancs, la moyenne des diamètres est respectivement de 30,8 et 23 μ .

Dans la région dorsale du corps, la moyenne des diamètres n'est plus que 28 et 18,8 μ .

La région ventrale du corps présente donc, à la fois les capillaires les plus nombreux, les plus superficiels et aussi les plus grands. Ces vaisseaux sont d'autant moins grands que l'on se rapproche davantage de la région dorsale du corps.

On a vu plus haut (LEYDIG, 1876, 1879) que, même chez les Urodèles où la vascularisation de la peau est la plus riche et la plus superficielle, il est cependant impossible de parler de réseau capillaire épidermique; le plexus capillaire conserve sa place sous-épithéliale et, seuls, des diverticules non ramifiés en émanent, pour atteindre une position plus superficielle, intra-épidermique.

Existe-t-il chez *Euproctus asper* un véritable plexus capillaire épidermique, ou bien les dispositions anatomiques observées doivent-elles être rapprochées de ce que nous montrent les autres Urodèles ?

La question se ramène à savoir si les capillaires, sans quitter leur position très superficielle, se ramifient ou non au milieu même de l'épiderme.

L'examen de la peau de la région ventrale, sur des coupes perpendiculaires à la surface, ne permet pas de trancher nettement cette question, et cela malgré sa riche vascularisation et en raison de sa faible épaisseur.

Il est préférable de considérer la peau de la région des flancs (Fig. 35). Là, par suite du grand développement des glandes, le derme (*D*) atteint son épaisseur maxima. On y peut aisément distinguer trois zones : une zone superficielle (*zs*), placée immédiatement sous l'épiderme; une zone moyenne (*zm*), entourant les glandes et les séparant les unes des autres; une zone profonde (*zp*), sous-glandulaire, recouvrant la musculature de la paroi abdominale.

Dans la zone profonde, sous-glandulaire, circulent des vaisseaux (*vp*); par places ce réseau sanguin envoie des branches qui s'élèvent vers l'épiderme en empruntant pour leur trajet les travées conjonctives inter-glandulaires de la zone moyenne (Fig. 36).

Ces vaisseaux ascendants (*va*) arrivent dans la mince couche dermique superficielle, la traversent et pénètrent dans l'épiderme; en quelques points on constate qu'ils se ramifient encore à ce

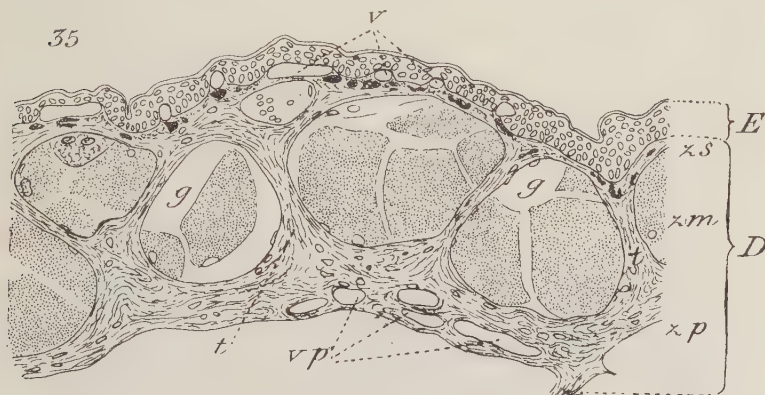


FIG. 35. — *Euproctus asper*. Coupe de la peau dans la région des flancs. — D. Derme; zs. zone supérieure du derme; zm. zone moyenne; zp. zone profonde; g. glandes cutanées; t. travées conjonctives interglandulaires; v. capillaires superficiels; vp. capillaires profonds [$\times 100$].

niveau et certaines des branches sont entièrement entourées par les cellules épithéliales.



FIG. 36. — *Euproctus asper*. Coupe de la peau dans la région des flancs. — gm. Glande cutanée du type muqueux; va. branches ascendantes des capillaires s'élevant du derme (D) vers l'épiderme (E) [$\times 250$].

D'autre part, des coupes faites dans la peau de la face ventrale du corps, suivant un plan parallèle à la surface, nous montrent

les dispositions suivantes (Fig. 37) : Dès les premières coupes, la masse des cellules épithéliales de l'épiderme apparaît traversée par des capillaires flexueux (*v*) que l'on peut suivre sur un assez long trajet; ils se ramifient très nettement, en particulier au voisinage des glandes (*g*) qui sont entourées de mailles vasculaires. Toutefois, en poursuivant l'examen en profondeur, on constate que la plupart de ces capillaires, bien que se ramifiant dans l'épiderme, reposent encore par une portion de leur paroi inférieure sur la zone la plus superficielle du derme.

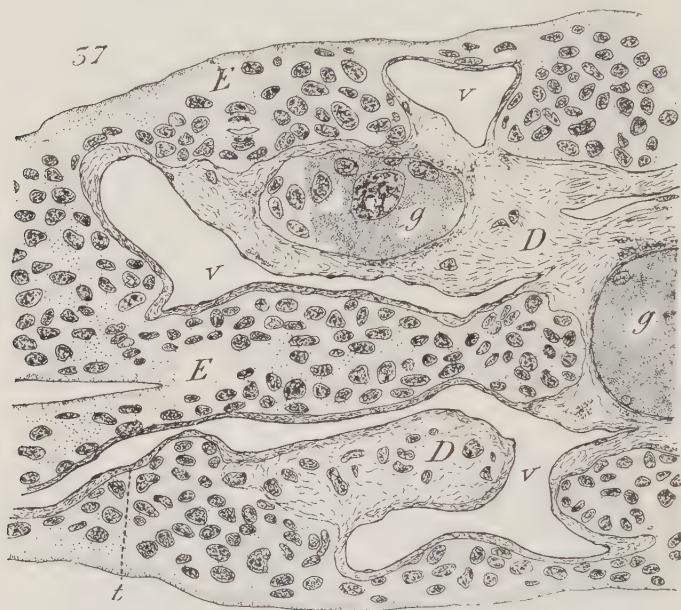


FIG. 37. — *Euproctus asper*. Coupe tangentielle de la peau de la région abdominale. — Ramifications des capillaires (*v*) au niveau des couches profondes de l'épiderme (*E*) [$\times 250$].

On se trouve donc, chez *E. asper*, en présence d'un double plexus capillaire, l'un dermique, l'autre presque tout entier intra-épidermique; cette disposition est bien nette dans les régions où la peau présente une certaine épaisseur, mais là où la peau reste peu épaisse, les deux plexus se confondent et il ne semble rester que le plexus superficiel.

Quand on compare la vascularisation de la peau d'*E. asper* à celle d'autres Urodèles, on ne peut manquer d'être frappé par la dimension de ses capillaires cutanés. BETHGE (1898) fournit, à ce

sujet, des termes de comparaison; étudiant la vascularisation de la peau chez *Salamandra maculosa*, *Triton taeniatus* et *Spelerpes fuscus*, il donne les chiffres suivants relatifs au diamètre des capillaires cutanés de ces trois espèces :

<i>Salamandra maculosa</i>	7 à 12 μ
<i>Triton taeniatus</i>	12 à 16 μ
<i>Spelerpes fuscus</i>	24 à 30 μ

BETHGE admet que la dimension des capillaires chez un animal donné est en raison inverse du développement de ses poumons; cela paraît exact quand on considère que *Triton taeniatus*, avec des poumons simples, a des capillaires plus larges que *Salamandra maculosa*, qui lui est cependant supérieure en taille, mais dont les poumons sont plus complexes; et *Spelerpes fuscus*, qui est apneumone, a des capillaires plus larges encore que les deux espèces précédentes, pulmonées toutes deux.

Le cas d'*E. asper* paraît en contradiction avec cette manière de voir, cette espèce possède à la fois des poumons, réduits il est vrai, et des capillaires exceptionnellement larges dont le diamètre moyen, égal à 33,7 μ , est supérieur à celui des capillaires de *Spelerpes fuscus* lui-même; cette différence est encore plus notable si, au lieu de chiffres moyens, on considère les dimensions extrêmes qui atteignent 60 μ pour quelques capillaires de la région abdominale.

La contradiction avec la théorie de BETHGE peut n'être qu'apparente : des données simplement morphologiques sont parfois insuffisantes pour permettre d'apprécier la valeur fonctionnelle de certains organes; il peut se faire, et tel paraît être le cas pour *E. asper*, que le rôle fonctionnel des poumons soit très faible, au moins dans certaines circonstances.

Quoi qu'il en soit, la position très superficielle du réseau capillaire cutané et la grande dimension des vaisseaux qui le composent, constituent l'un des caractères anatomiques les plus remarquables d'*E. asper*.

III. Téguments d'*Euproctus montanus*.

a) ASPECT DES TÉGUMENTS

LESSONA (1883), qui a étudié la peau des Euproctes sarde et corse, décrit sur les téguments de ce dernier de très petits tuber-

cules arrondis, difficilement visibles à l'œil nu, qui donnent à la peau un aspect presque lisse ou finement granuleux; il figure ces formations épidermiques dans la fig. 6 de sa planche I. BEDRIAGA (1897, p. 705) dit aussi que la peau d'*E. montanus* est finement chagrinée.

Les animaux que j'ai recueillis, en avril 1922, dans les petits torrents des environs de Corte, m'ont tous montré une peau rigoureusement lisse et totalement dépourvue d'aspérités; par contre, les quelques individus jeunes et de petite taille que j'ai pris à la même époque, à terre, sous les pierres, présentaient des téguments finement rugueux qui répondaient à la description de LESSONA.

DEHAUT (1910, p. 25) a déjà signalé cette variation d'aspect des téguments: « En livrée aquatique, la peau de l'*Euproctus montanus*, même examinée à la loupe, se montre complètement lisse; à terre, toute la surface du corps se hérisse de très petites aspérités coniques. »

On constate donc déjà une première différence entre les productions cutanées de l'Euprocte corse, sujettes à variations, et celles de l'Euprocte pyrénéen qui sont permanentes. Par là, l'Euprocte corse se rapprocherait des Tritons vrais, chez lesquels on a depuis longtemps signalé des formations d'apparence analogue, soumises aux mêmes variations saisonnières; les descriptions de BEDRIAGA (1897) montrent qu'elles existent chez *T. vulgaris* (p. 385), *T. Boscai* (p. 445) et qu'elles sont particulièrement nettes chez *T. Montandoni* (p. 463).

b) HISTOLOGIE DE LA PEAU

L'étude comparée de séries de coupes faites les unes sur des animaux pris à terre, les autres sur des individus recueillis dans l'eau, m'a convaincu que le travail de LESSONA avait dû être basé sur des animaux capturés pendant leur vie terrestre; seules, les coupes faites sur ces derniers m'ont montré des dispositions comparables à celles que décrit l'auteur italien.

1. Animaux en livrée terrestre.

Chez eux (Fig. 38) l'épiderme est relativement peu épais (de 22 à 30 μ), il est composé de deux à trois assises cellulaires placées au-dessous d'un *stratum corneum* très épais,

a) Les formations tégumentaires superficielles consistent en une multitude de petits plis et de petites crêtes qui couvrent le *stratum corneum* et rendent la surface de l'épiderme extrêmement irrégulière; les petits tubercules (*p*) disséminés à la surface de la peau se montrent, sur coupe, entièrement formés de cellules épidermiques; ils ne sont donc pas homologues des grands tubercules cutanés d'*E. asper*, ils ont la même structure que les protubérances épidermiques que j'ai déjà décrites dans cette dernière espèce, la figure 9 du travail de LESSONA, montrant en coupe trois de ces formations, ne laisse aucun doute sur leur nature purement épidermique, elle permet de reconnaître une disposition des « cellules en couples » absolument comparable à celle des protubérances épidermiques de l'Euprocte pyrénéen.

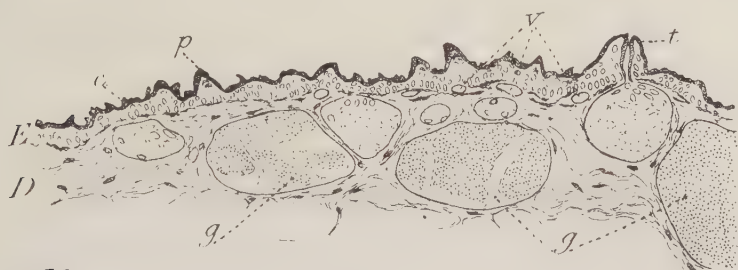


Fig. 38. — *Euproctus montanus*. Coupe de la peau d'un individu en livrée terrestre (région dorso-latérale du tronc). — *c*. *Stratum corneum* hérissé d'aspérités; *g*. glandes cutanées du type granuleux; *p*. protubérance épidermique; *t*. tubercule épidermique traversé par le canal excréteur de la glande sous-jacente; *v*. capillaires cutanés [$\times 100$].

Quelques tubercules un peu plus épais (*t*) sont traversés par le canal excréteur d'une glande sous-jacente, mais ils sont toujours formés par des cellules épidermiques et ne sauraient pas davantage que les autres être assimilés aux tubercules cutanés d'*E. asper*; leur ressemblance avec les autres petits tubercules est telle que LESSONA ne fait entre eux aucune distinction et se borne à remarquer que quelques-uns sont traversés par un canal glandulaire.

b) Les glandes cutanées appartiennent surtout au type des glandes granuleuses (*g*), leur plus grand diamètre est compris entre 200 et 250 μ ; quelques glandes muqueuses

beaucoup plus petites (50 à 80 μ), sont intercalées entre les glandes granuleuses.

c) Les vaisseaux cutanés circulent entre épiderme et derme dans la zone la plus superficielle de ce dernier; je n'ai pas trouvé de capillaires pénétrant dans l'épiderme, tout au plus celui-ci présente-t-il, par places, un très léger amincissement au niveau des capillaires les plus superficiels, LESSONA ne fait, d'ailleurs, nulle part, mention d'une vascularisation de l'épiderme, c'est l'une des raisons qui me font croire que cet auteur n'a examiné que des animaux pris à terre, les animaux pris à l'eau m'ayant montré des dispositions différentes qui se rapprochent beaucoup de ce qui a été décrit chez *E. asper* ⁽¹⁾.

2. Animaux en livrée aquatique.

Chez les animaux en livrée aquatique (Fig. 39), l'épiderme varie considérablement d'épaisseur, cette irrégularité de l'épiderme est due, comme chez *E. asper*, à une vascularisation très superficielle de la peau.

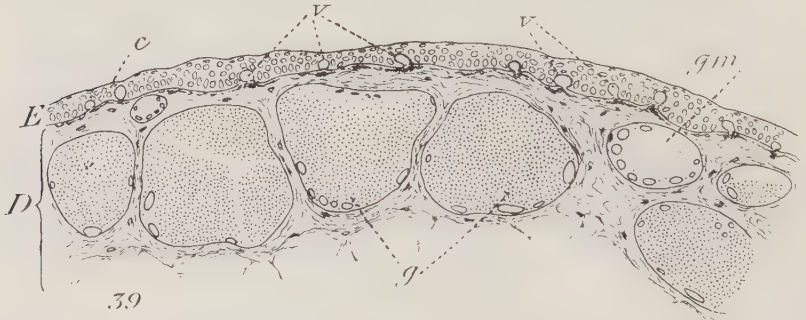


FIG. 39. — *Euproctus montanus*. Coupe de la peau d'un individu en livrée aquatique (région des flancs). — c. *Stratum corneum* lisse; gm. glande cutanée du type muqueux; la coupe intéresse un amas de grosses glandes granuleuses (g) [$\times 100$].

a) Les formations tégumentaires superficielles ont complètement disparu; le *stratum corneum* plus mince que chez les individus en livrée terrestre présente une surface lisse, à peine ondulée par places.

⁽¹⁾ Il est nécessaire de noter que la description qui précède a été faite sur des individus de petite taille qui n'avaient probablement pas encore atteint l'âge adulte,

b) Les formations tégumentaires profondes sont représentées par les glandes cutanées; elles appartiennent aux deux types glandulaires habituels.

Les glandes granuleuses sont les plus nombreuses, elles sont distribuées sur presque toute la surface du corps, mais elles sont petites et rares dans la peau de l'abdomen et font presque complètement défaut dans la peau de la gorge.

Ces glandes atteignent leurs plus grandes dimensions dans la peau des flancs; sur le côté de ceux-ci, elles se groupent en amas longitudinal dans lequel, par suite de leur contact réciproque, elles perdent leur forme sphéroïdale et deviennent polyédriques, dans ces amas les plus grandes glandes atteignent $350 \times 250 \mu$.

Ces amas glandulaires latéraux rappellent les groupements glandulaires que j'ai signalés ailleurs dans la même région du corps de *Pleurodeles Hagenmülleri* (DESPAX, 1921, 2, p. 59).

Dans la peau de l'abdomen, les glandes granuleuses ne mesurent plus que de 100 à 140 μ pour leur plus grand diamètre.

Des glandes parotoïdes sont présentes.

Les glandes muqueuses sont éparses sur tout le corps, entre les glandes granuleuses; mais, comme chez les Tritons, elles sont surtout nombreuses dans la peau de l'abdomen; elles mesurent de 60 à 70 μ de diamètre; sous la gorge, elles ne dépassent guère 40 μ .

Il n'existe pas de massifs épithéliaux sous-épidermiques bien individualisés; cependant, dans la région de la gorge où, contrairement à ce qui s'observe chez *E. asper*, l'épiderme est d'épaisseur très irrégulière, des masses de cellules épidermiques s'enfoncent dans le derme en rappelant un peu les formations que j'ai décrites chez l'Euprocte pyrénéen.

c) La vascularisation de la peau est très superficielle, les capillaires cutanés quittent en partie la zone supérieure du derme et se rapprochent de la surface de la peau en repoussant l'épiderme qui s'amincit à leur niveau.

Cette vascularisation est cependant moins prononcée que chez *E. asper*; les capillaires sont de calibre plus faible mesurant de 20 à 30 μ en moyenne, quelques rares capillaires atteignent 35 et 40 μ ; ils restent, le plus souvent, séparés du *stratum corneum* par deux couches de cellules dont l'une au moins reste peu aplatie et conserve un noyau arrondi, les capillaires sont plus largement au contact du derme sous-jacent; cependant, dans la peau

de la gorge, leur position est aussi superficielle que chez *E. asper*, tandis que l'épiderme de cette région peut mesurer jusqu'à 100 μ d'épaisseur (au niveau des massifs épithéliaux profonds); il se réduit à 12 μ au-dessus des capillaires.

Cette vascularisation des téguments n'a pas été vue par LESSONA; il est important de noter qu'elle coexiste chez *E. montanus* avec une apneumie complète et que les dimensions des capillaires de cette espèce sont voisines de celles que donne BETHGE pour les capillaires de *Spelerpes fuscus*, apneumone lui aussi, elles restent, il est vrai, inférieures à celle des capillaires d'*E. montanus*, mais il convient de tenir compte, en faisant cette comparaison, de l'importante différence de taille et de volume qui sépare ces deux espèces.

IV. Téguments d'*Euproctus Rusconi*.

Les téguments de l'Euprocte sarde ne me sont connus que par les travaux de WIEDERSHEIM (1875) et de LESSONA (1881).

1. Formations tégumentaires superficielles.

Chez *E. Rusconi*, WIEDERSHEIM d'abord, LESSONA ensuite, décrivent des tubercules cutanés qui semblent très voisins de ce qui se rencontre chez *E. asper*, mais des différences considérables se remarquent dans leur constitution intime, telle que la décrivent les deux auteurs.

La figure 3 de WIEDERSHEIM et la figure 8 de LESSONA, montrent des tubercules purement épidermiques, entièrement formés de cellules épithéliales plus nombreuses que dans les régions avoisinantes de la peau; ce massif épidermique recouvre un derme qui ne s'élève nullement en papille.

Ni l'un ni l'autre des auteurs ne signalent ni ne figurent de conduit excréteur en relation avec ces tubercules; bien plus, WIEDERSHEIM dit expressément (p. 557) : « ... auch ist nichts von einer etwaigen Oeffnung zu erblicken », et LESSONA, comparant ces tubercules à ceux qui se rencontrent chez *Salamandrina perspicillata*, leur assigne, comme caractère différentiel, de ne pas présenter de conduit excréteur, tandis que ce dernier existe dans les formations analogues de *Salamandrina perspicillata*.

N'ayant pu étudier moi-même la peau d'*E. Rusconi*, je ne puis qu'admettre, au moins provisoirement, les résultats d'une étude faite par deux auteurs différents; cependant, il m'est impossible de ne pas émettre un doute au sujet de l'absence de tout canal excréteur.

D'une part, WIEDERSHEIM lui-même indique la nécessité d'une nouvelle étude de ces productions cutanées, car il déclare que, étant donné l'état de conservation des matériaux qu'il a eu en mains, il n'est pas parvenu à tirer entièrement au clair la structure de ces tubercules.

D'autre part, si l'on se reporte aux figures données par les deux auteurs, on peut remarquer que tous deux indiquent une glande cutanée située exactement au-dessous du massif épidermique surélevé. Dans la figure de WIEDERSHEIM, en particulier, la glande ainsi placée est à un niveau supérieur à celui des glandes voisines; cette position est celle qu'occupe, chez *E. asper*, la glande dont le canal excréteur forme, en quelque sorte, l'axe même du cône tuberculaire. Ni WIEDERSHEIM ni LESSONA ne dessinent de canal excréteur pour ces glandes, mais leur canal, à moins d'être par rapport à la surface de la peau, d'une obliquité très grande, doit déboucher soit au sommet soit, pour le moins, sur les flancs du tubercule qui les surmonte.

Il me paraît probable que l'examen histologique de ces productions cutanées, fait avec des méthodes plus délicates que celles connues à l'époque où WIEDERSHEIM et LESSONA les ont étudiées, mettrait en évidence ce canal excréteur.

2. Formations tégumentaires profondes; vascularisation de la peau.

Les recherches de LESSONA et de WIEDERSHEIM ne signalent aucune particularités dignes de remarque au sujet des glandes cutanées; si l'on en juge par les figures de ces deux auteurs, les glandes granuleuses paraissent les plus fréquentes chez *E. Rusconi* comme chez les deux autres espèces d'Euproctes. LESSONA ne signale pas de vascularisation spéciale de l'épiderme; dans sa figure 8 on remarque quelques capillaires placés dans la zone supérieure du derme, ils arrivent au contact de l'épiderme et, dans la partie gauche de la figure, ils paraissent le repousser légèrement; il est cependant probable qu'il n'existe pas dans cette espèce de vascularisation de l'épiderme comparable à celle

des deux autres espèces d'Euproctes; il paraît peu vraisemblable qu'une disposition aussi remarquable des capillaires cutanés ait pu échapper à deux auteurs différents.

V. Conclusions.

L'étude comparée des téguments des trois Euproctes oblige à refuser aux formations cutanées toute valeur diagnostique pour caractériser le sous-genre : elles sont de nature différente dans chacune des trois formes et, en outre, elles se retrouvent ailleurs.

Euproctus asper possède, à la fois, des « protubérances épidermiques » analogues à celles des Tritons vrais et des tubercules cutanés, dans la constitution desquels le derme intervient; ces tubercules cutanés sont des structures permanentes.

Euproctus Rusconii ne semble pas posséder des « protubérances épidermiques », mais présente des tubercules qui, par leur aspect, ressemblent aux tubercules cutanés d'*E. asper*; ils en diffèrent par leur structure, n'étant composés que de cellules épidermiques; ils sont peut-être sujets à des variations saisonnières auxquelles fait allusion BOULENGER (1917, p. 802).

Euproctus montanus ne possède que des « protubérances épidermiques » qui disparaissent totalement pendant la vie aquatique, durant laquelle la peau est absolument lisse.

Des productions cutanées analogues à celles que présente *E. asper* se retrouvent chez d'autres Urodèles européens.

C'est en particulier le cas pour les Tritons du sous-genre *Pleurodeles* que leur habitus et leur mode de fécondation rapprochent d'ailleurs du sous-genre *Euproctus*.

La peau du *Pleurodeles Waltlii* MICH., le plus grand des Tritons d'Europe, a été étudié par LEYDIG (1879) et par GOGORZAY GONZALES (1908-1909). Ce dernier auteur distingue deux types de tubercules cutanés coexistant sur la peau du Pleurodèle de Waltl; les uns sont uniquement constitués par un épaississement de l'épiderme, dont le nombre de couches augmente, et le derme ne prend aucune part à leur constitution; ils seraient donc parfaitement semblables à ceux que décrivent les auteurs chez *E. Rusconii*, s'ils ne présentaient un canal excréteur glandu-

laire qui les traverse pour s'ouvrir, non pas au sommet, mais sur les flancs du cône tuberculaire. Les autres sont formés d'une papille dermique coiffée d'une couche épidermique épaissée; eux aussi sont traversés par un canal excréteur s'ouvrant sur les flancs du cône. GOGORZA insiste sur les relations constantes de ces tubercules, quelqu'en soit le type, avec les glandes cutanées sous-jacentes. Le deuxième type de tubercules décrit par l'auteur espagnol est comparable à ceux d'*E. asper*, la seule différence, toute secondaire, réside dans la position un peu différente du pore excréteur de la glande tuberculaire.

Chez une autre espèce de Pleurodèles, *Pleurodeles Hagenmülleri* LATASTE, j'ai retrouvé (DESPAX, 1921-2) les tubercules à la fois épidermiques et dermiques décrits par GOGORZA chez *P. Waltlii*, également munis d'un pore excréteur latéral; j'ai, en outre, observé de semblables structures dans lesquelles le pore excréteur était apical, ces dernières étaient entièrement comparables aux tubercules cutanés d'*E. asper*, mais de taille plus réduite; quant aux tubercules purement épidermiques, ils m'ont paru faire totalement défaut chez *Pleurodeles Hagenmülleri*.

Salamandrina perspicillata a la peau couverte de tubercules ayant la même constitution histologique que ceux d'*E. asper* LESSONA (1881, Taf. I, fig. 7)

On a vu que certains auteurs rapprochaient ces formations cutanées de productions temporaires qui apparaissent au moment de la reproduction chez beaucoup de Batraciens, et plus particulièrement chez les Anoures; leur existence chez les deux sexes d'*E. asper*, leur permanence en dehors des périodes de rut, le fait que de véritables « brosses copulatrices » apparaissent chez le mâle de *Pleurodeles Waltlii*, déjà muni de tubercules cutanés, me fournissent autant de raisons pour écarter cette assimilation.

Peut être serait-il possible de rapprocher ces tubercules d'une disposition que présentent certains Urodèles à peau parfaitement lisse extérieurement : chez *Salamandra maculosa*, le canal excréteur de certaines glandes cutanées est entouré par un épaississement marqué de l'épiderme, cette particularité, signalée par ANCEL (1902, p. 276) est bien visible dans sa figure 21, planche IX, l'épaississement se fait en profondeur, le même phénomène se produisant dans une direction inverse, conduirait à l'apparition

d'un tubercule externe faisant saillie en surface comme chez *E. asper* ou *Pleurodeles*; il est possible que ces deux formations, en relation toutes deux avec un canal excréteur glandulaire, soient homologues malgré leur différence de position par rapport à la surface du corps.

Il est cependant digne de remarque que le grand développement des tubercules cutanés s'observe surtout dans les espèces d'Urodèles européens chez qui la fécondation est précédée d'un amplexus véritable et il est permis de se demander s'il n'y a pas corrélation entre le grand développement des tubercules et ce mode de fécondation.

Si l'on ignore encore le mécanisme exact du rapprochement sexuel de *Salamandrina perspicillata*, on sait que chez tous les Pleurodèles et les Euproctes, il y a enlacement de la femelle par le mâle; la présence de tubercules à sommet plus ou moins aigu et corné, en rendant la peau des deux sexes plus rugueuse, doit permettre un enlacement plus solide de la femelle et faciliter ainsi sa fécondation; on peut noter, à ce sujet, que, chez *E. asper*, les tubercules les plus développés se rencontrent sur les côtés de la queue et c'est précisément cet organe dont se sert le mâle pour saisir et maintenir la femelle.

On peut objecter, il est vrai, l'absence de ces formations cutanées chez *E. montanus*; aussi bien le mâle de cette espèce s'aide-t-il de ses mâchoires pour maintenir la femelle dont il saisit la queue entre ses dents (BOULENGER, 1910, fig. 30, d'après BEDRIAGA); cette manœuvre ne s'observe jamais chez *E. asper*.

Ainsi les tubercules cutanés, sans être les homologues des formations temporaires de certains Batraciens en période nuptiale, n'en joueraient pas moins un rôle mécanique analogue au leur pendant l'accouplement des Euproctes; chez ces derniers, le grand développement de ces tubercules, perfectionnement de structures déjà indiquées chez d'autres Urodèles, serait corrélatif à leur mode de fécondation particulier.

La vascularisation extrêmement riche et superficielle de la peau constitue l'un des caractères les plus remarquables d'*E. asper*; aucun autre Urodèle ne possède une pareille disposition des capillaires cutanés; pour en trouver une semblable, il faut s'adresser à un groupe de Batraciens très différents des Tritons aux Apodes.

FUHRMANN (1913) a signalé, chez *Typhlonectes natans*, une

vascularisation des téguments si spéciale qu'il écrit à ce sujet : « Eine derartige starke Vascularisation ist ebenfalls, soweit unsere Kenntniss reichen, von keinem Amphibium beschrieben... »

Or, en se rapportant à la description et à la figure de l'auteur, on constate que la disposition des capillaires superficiels est en tout point comparable à ce que j'ai décrit chez *E. asper*; la figure, quoique schématisée, est parfaitement explicite : on y retrouve le même amincissement de l'épiderme au niveau des capillaires, le même trajet intra-épidermique de quelques-uns d'entre eux est suffisamment indiqué dans la partie droite extrême de la figure.

Euproctus montanus présente une disposition des capillaires cutanés qui, sans être absolument comparable à celle de l'espèce des Pyrénées, s'en rapproche néanmoins beaucoup.

Euproctus Rusconi ne possède vraisemblablement pas une vascularisation aussi superficielle des téguments; chez lui, les capillaires cutanés paraissent occuper la même place que chez les Tritons vrais.

Si intéressante qu'elle soit, la vascularisation superficielle des téguments, avec pénétration plus ou moins prononcée des capillaires dans l'épiderme, ne constitue pas un caractère qui permette de se prononcer au sujet du degré d'affinité reliant les diverses formes d'Euproctes. On voit, en effet, ce caractère apparaître dans des groupes si différents (Apodes, Amphiumidés, Salamandridés) qu'il est impossible de ne pas le considérer comme une modification secondaire d'une disposition primitive normale, modification qui s'est produite dans des groupes très variés corrélativement à un accroissement d'activité de la respiration cutanée; cette relation a été supposée par FUHRMANN dans son étude sur les organes respiratoires des *Typhlonectes* et, avant lui, par presque tous les auteurs qui ont constaté des cas de vascularisation superficielle de la peau.

J'ai cherché à contrôler le bien fondé de cette interprétation du rôle de la vascularisation cutanée, l'exposé de mes observations semblerait devoir prendre place ici; je crois cependant préférable de le réserver pour un chapitre ultérieur placé après l'étude de l'éthologie dont la connaissance est indispensable pour pouvoir apprécier à sa juste valeur le rôle respiratoire de la peau.

TROISIÈME PARTIE

RECHERCHES BIOLOGIQUES

CHAPITRE IV

ÉTHOLOGIE D'*EUPROCTUS ASPER* A L'ÉTAT ADULTE

1. Historique ; plan du chapitre.

Un bon nombre d'observations relatives aux mœurs et à la biologie des Euproctes se rencontrent dans les travaux de BEDRIAGA (1882-1897) et de WOLTERSTORFF (1900-1902), ce dernier a surtout étudié le comportement des diverses espèces en captivité, tandis que BEDRIAGA l'a plutôt observé dans la nature.

Quelques renseignements sur le même sujet sont donnés par d'autres auteurs, mais le plus souvent de façon tout incidente, tels sont : JEANBERNAT (1873), BELLOC (1895), TOURNEVILLE (1879).

J'ai vérifié et en plusieurs points complété les données des auteurs ci-dessus, à la fois par des observations sur les lieux, au cours de nombreux séjours en montagne pendant les années 1913, 1920 à 1922, et par des élevages qui se sont prolongés de 1913 à 1916 et de 1920 à l'heure actuelle.

J'étudierai d'abord les conditions normales de l'habitat de l'espèce et pour les déterminer j'examinerai en détail trois localités différentes : le lac d'Oncet, la vallée du Lys, le torrent de Castelmouly; dans ces trois localités l'animal est abondant et paraît se trouver dans des conditions particulièrement favorables.

Je décrirai ensuite le comportement de l'animal dans son mi-

lieu naturel. Son régime alimentaire sera déterminé par l'examen des contenus stomacaux.

Les observations relatées dans ces deux premiers paragraphes permettront d'établir les caractères biologiques essentiels de l'espèce; la connaissance de ses exigences éthologiques pourra servir à expliquer certaines particularités constatées plus haut dans sa répartition géographique.

Un autre paragraphe sera consacré aux conditions de l'hibernation, question difficile qui avait été laissée en suspens par les auteurs.

Revenant à la période de vie active de l'Euprocte, je l'étudierai pendant sa vie sexuelle, en cherchant à déterminer le mécanisme de la fécondation, jusqu'à présent mal connu.

Un dernier paragraphe décrivant la ponte, nous conduira au chapitre suivant, relatif au développement larvaire.

II. Habitat.

Euproctus asper est généralement considéré comme une espèce montagnarde et lacustre; le premier de ces caractères est hors de toute discussion, on verra plus loin ce qu'il convient de penser du deuxième.

Toujours trouvé dans des massifs de haute montagne, l'Euprocte s'y élève très haut, dépassant l'altitude de 2.300 m. (Lac d'Estibaoude 2.361 m.); il peut se rencontrer à des altitudes bien inférieures (Cauterets 992 m., Eaux-Bonnes 748 m., Castelmouly 700 m.) où, dans certains cas, sa présence peut être due à l'entraînement par les hautes eaux (BEDRIAGA, 1897, p. 734) ⁽¹⁾.

Dans ces limites altitudinales, l'Euprocte paraît avoir besoin, pour prospérer, de conditions écologiques assez étroitement définies; l'étude du lac d'Oncet, localité en quelque sorte classique, et où l'Euprocte est exceptionnellement abondant ⁽²⁾, montrera les conditions probablement optima pour l'espèce.

⁽¹⁾ Les eaux peuvent même accidentellement entraîner certains individus fort loin de leur habitat normal, comme le montre la capture d'un Euprocte à Pinsaguel, sur l'Ariège, à 10 kilomètres en amont de Toulouse (LAHILLE, 1888, p. LXVI).

⁽²⁾ Un chiffre montrera quelle est l'abondance de cet animal dans ce lac : en août 1920, j'y ai capturé, en deux heures, 80 individus et il m'eût été facile d'en recueillir d'autres si j'avais disposé de place suffisante pour les transporter.

1. LAC D'ONCET

a) **Conditions physiques du lac.** — Altitude 2.238 m., au pied du sommet du Pic-du-Midi-de-Bigorre, sur le versant Sud, à 150 m. environ au-dessous du col de Sencours.

C'est une profonde cuvette ovale, creusée dans des schistes maclifères durs, elle a trois hectares de superficie (LACOSTE et VERDUN, 1900, p. 250); ses rives sont escarpées et plongent brusquement dans les eaux; le bord Sud forme une étroite plage rocheuse d'accès plus facile; l'émissaire part du bord Sud-Est du lac. Le fond, autant que l'on en peut juger de la rive, est formé par des roches éffritées, affectant souvent la forme de dalles, mélangées d'un sable grossier; partout où j'ai pu atteindre la vase fait totalement défaut.

L'eau est extrêmement pure et transparente.

La température des eaux, en été, sous faible profondeur, paraît se maintenir à $+ 10^{\circ}$, c'est la température que j'ai notée en 1913, les 22, 23 juillet, 13 août, 8, 9, 10 septembre; en juillet, des névés persistaient encore au bord Sud-Est du lac. En août 1920, j'ai noté une température de $+ 13^{\circ}$.

Glaciation hivernale du lac. — M. LATREILLE, météorologiste à l'Observatoire du Pic-du-Midi, où il occupe ce poste depuis bientôt trente ans, a bien voulu me donner à ce sujet les renseignements suivants : Le lac gèle en novembre, généralement entre le 1^{er} et le 25 du mois; le dégel n'a lieu d'habitude que vers juillet. Le lac demeure donc sous les glaces et la neige pendant environ huit mois de l'année, ne restant libre que pendant quatre mois en moyenne. Ces renseignements, qu'on ne saurait puiser à meilleure source, concordent avec les dires de LACOSTE et VERDUN (1900, p. 251) qui notent que ce lac « doit à son altitude de rester gelé parfois jusqu'à l'été ».

b) **Conditions bionomiques du lac.** — La flore est des pauvres, les végétaux supérieurs y font totalement défaut; quelques rares mousses poussent sur les bords, je n'ai pas cherché à recueillir la flore microscopique.

La faune est également très réduite, l'Euprocte seul y représente les Vertébrés; la Truite que l'on a tenté d'introduire n'a pu s'y maintenir, très vraisemblablement en raison même de cette

pauvreté de la faune qui ne pouvait lui fournir une nourriture suffisante.

Les Invertébrés les plus abondants sont des Dytiscides : *Hydroporus nivalis* HÉER, *Agabus Solieri* AUBÉ.

On trouve encore des larves de Phryganides à fourreau de sable et quelques Hydrachnides peu nombreux.

Le plancton proprement dit est assez rare; cependant, au mois de septembre, j'ai trouvé, en quantité appréciable, un petit Copépode rouge vif que je n'avais observé ni en juillet ni en août; à la même époque, le vent avait accumulé, sur le bord Sud du lac, des éphippiums de Daphnies en assez grande abondance.

Sur les pierres de l'extrême bord, les pontes de Chironomides et de Phryganides étaient nombreuses.

J'ai trouvé, sous une pierre, une très petite colonie de Bryozoaires, qu'en l'absence de statoblastes je rapporte avec doute au genre *Plumatella*.

Les Euproctes se cantonnent au bord Sud du lac, en particulier au voisinage du déversoir où l'eau présente un courant déjà sensible; on verra plus loin que la ponte a lieu dans le déversoir lui-même (*).

Dans les autres lacs que j'ai visités, j'ai constaté la même localisation au voisinage des déversoirs ou au point de débouché des affluents. Il en est ainsi au lac de Miguelou et aux lacs de Caderolles par exemple.

Du déversoir, les individus gagnent, fréquemment, le torrent lui-même, soit activement, soit passivement, entraînés par le courant; c'est ainsi que M. JAMMES m'a communiqué vingt-deux individus pris par lui, en 1920, dans le torrent qui s'échappe du lac de Caillaouas, à peu de distance en aval du déversoir.

J'ai encore recueilli ces animaux à une assez grande distance en aval du déversoir des lacs de Caderolles, au bord de la cascade que forme le Guaret, près de la cabane supérieure de Cade-

(*) BEDRIAGA (1897, p. 735) a fait une remarque analogue au lac d'Oncet, mais il semble qu'il a rédigé de mémoire son observation et que ses souvenirs de l'état des lieux ne soient plus précis; il parle, en effet, d'un point où les Euproctes étaient les plus nombreux à l'endroit où un ruisseau de montagne se déverse dans le lac, et où l'eau était courante; je ne connais pas de pareil affluent du lac, et à moins qu'il ne s'agisse d'un petit torrent temporaire, provenant de la fonte de névés, je ne vois que l'émissaire qui, direction du courant mise à part, corresponde aux indications de BEDRIAGA; quoi qu'il en soit, cet auteur a constaté comme moi que l'Euprocte est surtout fréquent dans les points où l'eau est courante.

rolles. C'est à l'entraînement par les hautes eaux du printemps que BEDRIAGA (1897, p. 734) attribue la présence d'individus à basse altitude : Cauterets (992 m.), Eaux-Bonnes (748 m.) et, dans le cas de ces localités, la chose est des plus vraisemblable. Cependant, dans certaines autres localités, l'Euprocte doit s'établir directement dans les torrents, il doit en être probablement ainsi dans la vallée du Lys, près de Luchon, et certainement dans le torrent du ravin de Castelmouly, près de Bagnères-de-Bigorre.

2. VALLÉE DU LYS (PRÈS DE LUCHON)

J'ai trouvé des Euproctes en deux points de la haute vallée du Lys : dans le Riou de la Coumo Nero et dans le torrent du Lys lui-même.

Le Riou de la Coumo Nero est un torrent à pente rapide, coulant au travers de rochers; il se jette dans le torrent de la vallée du Lys, un peu en aval des Cascades de même nom; il prend naissance dans une région entièrement dépourvue de cuvettes lacustres, au nord du « Cap de Hounts secs » au nom expressif (fontaines sèches). Les Euproctes s'y trouvaient à une altitude de 1.200 m. environ, ils étaient tapis sous les pierres les plus proches du bord.

Une autre station d'Euproctes se place dans le torrent du Lys, à environ un kilomètre en aval de la Coumo Nero, à une altitude d'environ 1.120 m. En ce point, le torrent s'étale et se divise au milieu des rochers, des sources sourdent sur les bords au niveau du torrent, c'est autour des sources que se réunissent les Euproctes, alors qu'ils sont très rares dans le lit même du torrent; la température de l'eau était de + 12°,5. Cette localisation avait été remarquée par un simple montagnard pêcheur de truites et tout naturellement braconnier qui, me voyant chercher sans succès dans le lit principal, me dit qu'en pêchant des truites à la main, il rencontrait souvent, près des sources, des animaux « dégouttants », pour lesquels il manifestait une certaine crainte.

Le lit du torrent du Lys, comme celui de la Coumo Nero, est formé de rochers granitiques et encombré de pierrailles de toutes dimensions; le fond, graveleux ou grossièrement sableux, est entièrement dépourvu de vase en raison de la rapidité du courant.

La faune est riche et caractérisée par la prédominance des larves de Phryganides, d'Ephémérides et de Perlides.

Il me paraît probable que les Euproctes sont installés à demeure dans ces deux stations et qu'ils n'ont pas d'origine lacustre; cela est surtout évident dans la station de la Coumo Nero, sans communication directe avec des lacs. Si l'on voulait cependant assigner une origine lacustre aux animaux qui s'y trouvent, il faudrait admettre qu'ils proviennent de la région du lac Vert (1.960 m.) et que, entraînés par les eaux, ils soient arrivés dans la vallée du Lys (à 1.000 m. environ), en suivant le torrent de Hourraillade et qu'ils auraient ensuite remonté le courant pour s'engager dans la Coumo Nero; le trajet ainsi tracé paraît bien invraisemblable.

3. TORRENT DU RÁVIN DE CASTELMOULY (ENVIRONS DE BAGNÈRES-DE-BIGORRE)

Le torrent du ravin de Castelmouly n'a aucune relation avec un bassin lacustre et, ici, une pareille origine des animaux que j'y ai observé doit être écartée.

J'y ai rencontré des Euproctes un peu en amont des grottes de Castelmouly.

Cette station présente des caractères exceptionnels, elle est de très basse altitude (700 m. environ), c'est la plus basse de toutes les stations que j'ai étudiées moi-même. Elle est située en terrain calcaire. Visité au mois de juillet 1921, pendant un été très sec, le torrent présentait un cours interrompu par des pertes, j'étais loin de compter y rencontrer des Euproctes quand je découvris, fortuitement, les premiers individus dans une source située dans le lit du torrent; la température de l'eau était de + 12°. J'en trouvais de nombreux autres dans des situations analogues et aussi dans les cuvettes formées dans le torrent où ils se plaçaient au voisinage des points de résurgence; la température de l'eau en ces points était de + 14° à + 15°.

Le fond du torrent de Castelmouly est moins net que celui des torrents précédents; il présentait, par place, des dépôts vaseux, mais il est probable que ce n'est là qu'un état temporaire, dû à son assèchement partiel et momentané.

La faune de cette station présente à peu près la même composition que celle des torrents de la vallée du Lys; elle paraît un peu moins riche en espèces,

III. Comportement de l'animal dans le milieu naturel.

Le comportement de l'Euprocte des Pyrénées a déjà été bien vu et bien décrit par BEDRIAGA (1897, pp. 734 et suivantes). J'ai pu constater l'exactitude de ses observations dans les lieux même où il les avaient faites; aussi serai-je bref sur ce sujet, sauf à insister sur quelques points particuliers sur lesquels je diffère d'opinion avec lui.

Comme BEDRIAGA j'ai constaté, au lac d'Oncet, que l'animal recherche les bords garnis de nombreuses pierres, sous lesquelles il demeure dissimulé, restant longuement immobile.

Durant le jour, il ne se déplace guère; cependant, dérangé par l'ébranlement causé par la marche de l'observateur sur les pierres de l'extrême bord, il quitte ses cachettes et cherche à gagner la profondeur en s'éloignant des rives.

Aux approches de la nuit, il devient plus actif et se déplace spontanément, en dehors de toute intervention de l'observateur. Quand l'animal inquiet s'éloigne des bords, il le fait avec des mouvements lents et gauches, à la marche plutôt qu'à la nage; il ne nage vraiment que pressé par le danger, quand on cherche à le saisir, la queue agit alors puissamment, à la manière d'une godille, mais l'animal ne se déplace ainsi que sur un espace très court et se remet bientôt à marcher. BEDRIAGA dit que l'Euprocte nage bien, il est vrai de dire qu'il ajoute « mais seulement à courte distance »; en réalité, il m'a paru très mauvais nageur; en fait, je n'ai jamais observé d'Euprocte remontant à la nage du fond vers la surface pour y venir respirer, manœuvre que les Tritons vrais exécutent si fréquemment.

J'insiste à dessein sur cette différence d'appréciation des capacités natatoires de l'Euprocte, si futile que cela puisse paraître, car ce détail présente une réelle importance comme le montrera plus loin l'étude du comportement respiratoire.

Dans les torrents, l'Euprocte, tout en recherchant le renouvellement rapide de l'eau, fuit le plein courant, auquel il ne saurait résister; on le trouve cependant jusque dans les cascades, mais toujours en des points abrités par de grosses pierres ou dans de petites anses, c'est-à-dire partout où des remous rompent la violence du courant,

Dans les torrents de faible altitude, il recherche la proximité des sources. Partout, il se comporte comme dans les lacs, se dissimulant sous les pierres qu'il faut soulever pour l'apercevoir.

IV. Régime alimentaire.

Pour déterminer le régime alimentaire de l'animal, j'ai examiné le contenu du tube digestif d'individus de provenances diverses, fixés sur les lieux de capture par immersion dans l'eau formolée.

Chez les individus provenant du lac d'Oncet, le contenu du tube digestif est presque uniquement composé de larves de Dytiscides, très probablement celles d'*Agabus Solieri*, avec quelques débris d'élytres appartenant à la même espèce adulte; on rencontre encore quelques larves de Phryganides ingérées avec leur fourreau de sable.

L'estomac de l'un des animaux contenait une mue; l'habitude qu'ont certains Batraciens d'avaler leur dépouille tégumentaire après la mue, a été depuis longtemps observée chez des animaux en captivité.

Le contenu stomacal d'un mâle mérite une mention spéciale : il consistait en cinq œufs à vitellus abondant, mesurant environ 3 mm. de diamètre, encore entourés d'une enveloppe gélatineuse, partiellement digérée. Je ne puis rapporter ces œufs à une autre espèce qu'à l'Euprocte lui-même.

Il est assez inattendu de voir un animal qui ne se nourrit que de proies mobiles, absorber ainsi des œufs, il me paraît probable que le mâle, surprenant une femelle en train de pondre, a saisi les œufs au moment même de leur émission, ces œufs ne présentaient, d'ailleurs, aucune trace d'embryon.

Chez les individus provenant du lac d'Orédon, le contenu du tube digestif est à la fois plus abondant et plus varié, les Arthropodes y dominent aussi; l'examen a porté sur vingt individus et je n'ai trouvé qu'un Oligochète et un petit Gastéropode.

Voici, à titre d'exemple, le détail du contenu stomacal d'un mâle de grande taille :

61 larves de Simulies,

28 larves d'Ephémérides (3 *Ecdyurus*, 25 *Cloëon*),

- 6 larves de Chironomides,
- 3 larves de Perlides (probablement *Chloroperla*),
- 1 larve de Phryganide sans fourreau (Rhyacophilide),

soit un total de 99 proies appartenant toutes à l'embranchement des Arthropodes.

Chez les autres individus de même provenance, les larves de Simulies dominaient avec quelques larves de Phryganides, encore contenues dans des fourreaux de sable.

En parcourant la liste ci-dessus, on ne peut manquer d'être frappé par ce fait que l'alimentation consiste presque exclusivement en espèces caractéristiques de la faune rhéophile, cette remarque concorde avec la localisation de l'Euprocte en des points où l'eau est courante.

Chez les individus provenant du lac de Peyralade (¹), le contenu stomacal a sensiblement la même composition, mais il contient, en outre, des animaux d'origine terrestre, entraînés accidentellement dans les eaux, j'y ai rencontré de très nombreuses Fourmies ailées, un *Aphodius* et un autre Coléoptère de la famille des Chrysomélides.

La nourriture normale des Euproctes est donc presque exclusivement constituée par des Arthropodes; chez aucun des individus examinés, je n'ai trouvé trace de matières végétales, bien que BEDRIAGA (1897, p. 736), indique que l'Euprocte absorbe parfois des plantes aquatiques surtout pendant le temps du rut.

V. Caractères éthologiques de l'espèce.

L'examen des localités où vit d'habitude l'Euprocte, l'observation de son comportement dans ces milieux permettent d'attribuer à cette espèce ses caractères éthologiques essentiels.

Le plus important de tous est sa sténothermie. J'ai toujours rencontré l'animal dans des eaux à une température de + 10° à + 13°; je n'ai noté qu'une seule fois une température de + 15° (Castelmouly) et, dans ce dernier cas, on peut se demander si, en raison de la température exception-

(¹) Les Euproctes du lac de Peyralade m'ont été donnés par M. le professeur JAMMES qui les avait recueillis en août 1921.

nellement élevée de l'été 1921, ce degré n'était pas anormal au point où je l'ai observé.

De ce caractère essentiel paraissent découler la plupart des autres caractères éthologiques.

C'est vraisemblablement sa sténothermie qui entraîne la localisation de l'animal en montagne et qui fait de lui une espèce alticole, car c'est seulement dans les régions élevées que les eaux conservent une température assez basse; dans les régions de faible altitude, la réunion des Euproctes aux abords des sources est un argument de plus pour adopter cette façon de voir.

C'est encore la sténothermie qui conduit l'animal à rechercher les eaux courantes, toujours plus fraîches, car l'Euprocte est plus torrenticole que lacustre et, en tout cas, il est nettement rhéophile ⁽¹⁾.

Le fait que l'Euprocte se dissimule de jour sous les pierres des torrents conduirait à le considérer comme un animal lucifuge, mais l'on sait que ce terme, sous son apparente simplicité, cache un déterminisme complexe qui, à l'analyse, s'est montré variable suivant les divers animaux « lucifuges »; certains l'étant par sténothermie, d'autres par hygrophilie; le terme de lucifuge n'est d'ailleurs pas à l'abri de toute critique et semble devoir être remplacé, dans bien des cas, par celui de sténophote, proposé par RABAUD (1919, p. 327).

J'ai cherché à préciser quels sont les facteurs externes qui poussent l'Euprocte à se réfugier sous des abris.

En captivité, les animaux sont logés dans de grands bacs à eau courante, garnis d'amas de pierrailles et de blocs de tuf, ils ne reçoivent qu'une lumière diffuse et discrète; ils se conduisent là comme dans la nature et se glissent dans les anfractuosités des abris.

En survenant de nuit, on constate, à la lumière d'une bougie, que beaucoup d'individus conservent la position et l'attitude qu'ils ont pendant le jour et qu'ils demeurent blottis sous leur abri, en dépit de l'obscurité; cependant, ceux qui circulent au fond du bac sont plus nombreux que pendant le jour.

⁽¹⁾ J'emploie ce terme de rhéophile dans son sens étymologique strict, sans qu'il implique, dans ma pensée, l'existence d'un tropisme, d'une orientation de l'animal par rapport au sens du courant; en effet, les animaux observés dans les lacs se localisent aussi bien vers l'aval aux environs des déversoirs que vers l'amont au voisinage de l'embouchure des affluents.

Première observation.

a) Une bougie est placée à l'une des extrémités d'un bac rectangulaire, la lumière éclaire directement la tête de certains individus sous abri; au bout de vingt-cinq minutes, aucun d'eux n'a bougé; les individus qui circulent au fond du bac se dirigent tantôt vers l'extrémité éclairée, tantôt vers l'extrémité obscure; ils stationnent indifféremment dans l'une ou dans l'autre.

b) Une lampe à acétylène, de sept à dix bougies environ, est placée au milieu d'un des grands côtés d'un bac, elle détermine un cône lumineux traversant le bac et laissant de chaque côté une zone obscure :

Des individus blottis entre les cailloux, la tête tournée vers la lampe, à 25 cm. environ du bec, ne manifestent aucune réaction.

Les individus en mouvement au fond du bac traversent le cône lumineux sous tous les angles, passant alternativement des zones obscures dans la zone éclairée, sans qu'il soit possible d'observer une orientation quelconque par rapport à la source lumineuse.

Dans un cas, un animal est venu se placer derrière la glace, à 4 ou 5 cm. seulement du bec, il y est resté six minutes puis est rentré dans l'ombre.

Toutes les observations répétées dans ces conditions m'ont donné les mêmes résultats : persistance des animaux à utiliser les abris pendant la nuit et indifférence complète à des lumières faibles.

Deuxième observation.

Quatre individus sont logés dans un bac de verre mesurant 24 cm. de côté et 32 cm. de hauteur, à demi rempli d'eau; un fragment de tuyau en poterie est placé au fond du bac, il mesure 7 cm. de diamètre intérieur et 20 cm. de long; le tout est porté dans une chambre éclairée par une seule fenêtre.

a) Le bac est placé en lumière diffuse : Contrairement à mon attente, les animaux ne se logent pas à l'intérieur du tuyau, ils le traversent parfois mais n'y séjournent jamais, c'est cependant là que la lumière est le plus atténuée.

Lorsque le tuyau de poterie est appuyé sur une des faces du bac, les animaux se placent toujours dans l'étroit espace compris entre le tuyau et la paroi, ils y demeurent quel que soit l'éclairage auquel on soumette cette paroi, peu importe qu'elle soit dirigée vers la fenêtre ou dans le sens opposé.

L'une des extrémités du tuyau est plus irrégulièrement cassée que

l'autre; quand elle se trouve au contact de l'une des parois, presque toujours un ou deux individus se glissent entre elle et le verre, quel que soit l'éclairement de ce point et son orientation par rapport à la fenêtre.

Si le tuyau est placé au milieu du bac, perpendiculairement à la direction du rayon lumineux émané de la fenêtre, les animaux se placent indifféremment d'un côté ou de l'autre du tuyau; lorsque ils ne circulent pas dans le bac, les animaux stationnent en général au contact de la paroi externe du tuyau.

b) Une lampe électrique de 50 bougies est placée à un mètre du bac, son action n'amène aucun résultat appréciable.

Je soumet les animaux placés entre la paroi du bac et le tuyau à l'action d'un puissant pinceau lumineux provenant d'une lanterne à projection, munie d'une lampe de 150 bougies; au bout de quelques minutes, les animaux s'agitent mais ne quittent pas leur position.

c) Le bac est placé au soleil; soumis à l'action directe du soleil, les individus logés entre le tuyau et la paroi s'agitent immédiatement et, au bout d'un quart d'heure, tous ont quitté leur position et se sont placés derrière le tuyau ou circulent dans le bac.

L'Euprocte des Pyrénées est donc faiblement lucifuge et les faibles intensités lumineuses paraissent sans action sur lui, mais il doit être considéré comme sténophote, fuyant la lumière directe du soleil (¹).

Ces observations montrent que l'action de la lumière ne conditionne pas, à elle seule, le comportement de l'animal : en même temps qu'elle ou en son absence, interviennent certainement des phénomènes de sensibilité tactile; on remarquera, en effet, que les animaux prennent, de préférence, une position telle par rapport à leur abri que leur corps se trouve en contact avec lui non seulement par sa face ventrale, mais encore par tout ou partie des faces latérales et dorsale; c'est ainsi qu'ils se glissent entre le tuyau de poterie et la paroi du bac, ou entre elle et l'extrémité irrégulièrement cassée du tuyau, mais ils ne séjournent pas, au contraire, à l'intérieur même du tuyau, dont le grand diamètre ne permet de contact qu'avec la face ventrale de leur corps.

Un tel comportement répond à la définition même du phénomène que LOEB (1908, p. 286) désigne sous le terme de sté-

(¹) *Euproctus montanus* doit, vraisemblablement, présenter ce même caractère éthologique; DEHAUT (1910, p. 27) note, en effet, que cet animal redoute la lumière du soleil qui lui serait rapidement fatale.

réotropisme, soit : « la tendance de certains animaux à appliquer leur corps aussi complètement que possible contre des corps solides ou, au contraire, à l'en écarter ».

Le terme de stéréotropisme implique une idée de direction, d'orientation; d'ailleurs, le mot de tendance employé dans la définition paraît invoquer l'action de quelque facteur interne qui pousserait l'organisme à se rapprocher des corps solides; le mécanisme de cette orientation reste difficile à concevoir, aussi, bien que les faits observés par moi rentrent sans aucun doute dans la catégorie de ceux que LOEB considère comme des cas de stéréotropisme positif, je préfère les désigner sous le terme de stéréotactisme qui n'implique pas au même degré l'idée de direction.

En tentant de pousser plus loin l'analyse de ces phénomènes de sensibilité tactile, il était logique de se demander si le contact de l'Euprocte avec ses abris n'entraînait pas, chez lui, une immobilisation ou une inhibition plus ou moins comparable à celle que RABAUD (1914, p. 139) a constatés chez la chenille de *Myeloïs cribella*, et dont PICARD (1922) cite un nouvel exemple chez un Chalcidien *Pteromalus puparum* L.

Mes observations ne m'autorisent pas à attribuer au contact de l'Euprocte avec ses abris, une action nettement immobilisante; les animaux qui sont parvenus à se glisser dans un étroit espace s'y déplacent souvent un long moment avant de s'immobiliser; en outre, cette immobilité n'est pas profonde : j'ai noté quelques pages plus haut qu'au lac d'Oncet l'ébranlement causé par la marche sur les pierres du bord suffit à déloger les animaux de leurs cachettes, il n'y a rien là de comparable avec l'inhibition véritable décrite par PICARD (1922, p. 88), inhibition qui persiste malgré l'ébranlement et le transport du support sur lequel se trouvait placé le *Pteromalus* observé.

N'ayant pu réussir à dégager la nature exacte du stéréotactisme, je me borne à constater son existence indéniable chez l'Euprocte; le comportement de l'animal est déterminé à la fois par ce tactisme positif et par l'action de la lumière : sténophote, l'Euprocte recherche dans la nature les points faiblement éclairés, qu'il rencontre au voisinage des rochers et pierrailles, si abondants dans son milieu normal; à leur contact, le stéréotactisme intervient et le conduit à se placer de telle sorte que les points de contact

entre son corps et l'abri soient aussi nombreux que possible, ce qui l'amène, le plus souvent, à se loger au-dessous; ainsi, l'animal paraît fuir complètement la lumière, mais cette lucifugité absolue n'est qu'apparente; l'expérience montre que, chez l'animal placé dans la position où l'a conduit son stéréotactisme, ce dernier peut contrebalancer, dans une certaine mesure, l'action de la lumière; l'Euprocte subit, en effet, sans se déplacer, des variations d'éclairement assez sensibles, pourvu toutefois qu'il ne se trouve pas directement exposé aux rayons solaires.

J'attache une importance considérable au stéréotactisme positif de l'Euprocte, à un tout autre point de vue que celui de ses rapports avec les abris.

Il me paraît que le stéréotactisme se rattache très étroitement à l'une des particularités éthologiques les plus remarquables de l'espèce, c'est-à-dire à son accouplement, si différent du mode de fécondation des Tritons vrais.

LOEB (1908, p. 289) admet, en effet, que « le stéréotropisme est manifestement, avec le chimiotropisme, la forme d'excitabilité qui intervient le plus dans l'accouplement », et il cite l'exemple bien connu de l'accouplement des Grenouilles.

Le rapprochement étroit des sexes chez l'Euprocte n'est pas sans quelque analogie avec celui des Batraciens Anoures; il constitue peut-être le seule caractère ayant quelque valeur pour justifier l'éloignement de l'Euprocte des Pyrénées du groupe des Tritons vrais; cette particularité si importante me paraît devoir être envisagée comme une manifestation du stéréotactisme positif de l'espèce.

VI. Ethologie et localisation géographique.

La connaissance des caractères éthologiques de l'espèce, en nous renseignant sur ses exigences biologiques, permet d'expliquer certaines particularités de sa distribution géographique.

On a vu que, dans une aire de répartition assez vaste, comprenant pour le moins la région centrale des Pyrénées, l'Euprocte est distribué dans une série de stations où il constitue des colonies distinctes; j'ai indiqué, en outre, qu'il était absent de localités qui, à un premier examen, ne paraissaient guère différer de celles où j'avais constaté sa présence.

Dans une première série de localités, l'absence de l'Euprocte, animal sténotherme, paraît devoir être attribuée à la trop grande élévation de la température estivale des eaux.

Je range dans cette première catégorie les lacs de la portion orientale de la chaîne, lacs de la région de la Bouillouse et du désert du Carlitte; bien que situés à une altitude de 1.960 à 2.150 m., ces lacs s'échauffent sensiblement en été, et j'y ai noté, en août 1920, une température de $+ 15^{\circ}$. C'est d'ailleurs à cet échauffement estival que j'attribue la présence, dans certains de ces lacs, du Triton palmé, dont l'existence n'avait jamais été signalée à une altitude aussi élevée (DESPAX, 1921).

Il faut ajouter à cette liste, le lac de Bordère et le lac d'Araing; le premier est situé à 1.767 m., dans une région voisine de celles où l'Euprocte est abondant, mais la température de ses eaux, prise en août 1913, atteint $+ 16^{\circ}$; le second est à une altitude supérieure (1.880 m.), la température de ses eaux, notée le 14 juillet 1920, était de $+ 13^{\circ}$, mais elle doit vraisemblablement s'élever de deux ou trois degrés courant août et elle doit être alors voisine de celle du lac de Bordère; dans ces deux lacs, le Triton palmé est abondant et, dans le premier des deux, il atteint une taille exceptionnelle.

Il semble que les exigences écologiques du Triton palmé, animal d'eaux chaudes, très fréquent dans la plaine, et celles de l'Euprocte, animal sténotherme et montagnard, soient inconciliables. Là où l'un peut vivre, l'autre ne saurait exister; il y aurait entre eux la même incompatibilité qu'entre certains Salmonides et certains Cyprinides.

En fait, je ne connais qu'un cas de coexistence des deux espèces dans la même région. J'ai recueilli à la fois des Euproctes et des Tritons palmés au Plan des Etangs (1.900 m. environ), mais cette anomalie est plus apparente que réelle, le Plan des Etangs offre en même temps que des eaux courantes et froides, de très petites cuvettes, véritables flaques de faible profondeur, qui s'échauffent très aisément en été et dans lesquelles le Triton palmé trouve les conditions nécessaires à son existence.

Dans une seconde catégorie de lacs, où l'eau demeure froide, l'élévation trop grande de la température ne peut plus être invoquée pour expliquer l'absence de l'Euprocte ou son extrême rareté.

Tel est le cas du lac d'Escoubous (2.049 m.), appartenant au

système lacustre du Néouvielle, où l'Euprocte est abondant partout ailleurs; la température de ses eaux en août 1913 était de $+ 13^{\circ}$; une journée de recherches attentives ne m'a donné aucun Euprocte; cet animal ne vit donc pas dans ce lac où y est très rare (¹).

Cette véritable anomalie montre que des facteurs autres que la température interviennent à côté d'elle, dans la distribution topographique de l'Euprocte; des observations faites dans la région d'Oncet mettent en évidence l'un au moins de ces facteurs.

Au sud du lac d'Oncet, à quelques centaines de mètres de distance et un peu en contre-bas, il existe une grande cuvette, figurée sur la plupart des cartes, mais innommée, que je désigne en employant un diminutif usité dans la terminologie pyrénéenne, sous le nom de « Laquet » d'Oncet.

Le laquet, bien qu'assez vaste, est de profondeur faible, le fond est très vaseux, les bords sont entourés d'une épaisse couche de mousse tourbeuse et dépourvue, sauf du côté nord, de rochers immergés. La température de l'eau est la même que celle du lac, prise au même moment ($+ 10^{\circ}$).

La faune est beaucoup plus riche et plus variée que celle du lac. Les Vertébrés y sont représentés par *Rana temporaria*, adultes et têtards, et par des larves de *Salamandra maculosa*.

Aux mêmes Coléoptères que dans le lac, il faut ajouter *Hydroporus (Deronectes) griseostriatus*, des Hémiptères du genre *Coris* et de gros Phyllopes, *Chirocephalus stagnalis* SHAW. (²).

Cette abondance de nourriture semblerait devoir attirer les Euproctes dans le laquet, il n'en est rien; alors qu'ils sont très nombreux dans le lac tout proche, ils sont presque complètement absents du laquet; dans mes divers séjours, je n'y ai rencontré que deux individus, des mâles, que leur petite taille et leur coloration montraient être des jeunes.

Ainsi, dans une région où les Euproctes sont exceptionnellement abondants, ces animaux se cantonnent dans le lac et évi-

(¹) Je rappelle ici que, en août 1920, deux heures de recherches au lac d'Oncet m'ont fourni 80 Euproctes, il ne faut guère que quatre heures de marche pour passer du lac d'Oncet au lac d'Escoubous, en traversant la vallée du Bastan; à vol d'oiseau, les deux lacs ne sont séparés que de 6 kilomètres environ.

(²) La présence de *Chirocephalus stagnalis* SHAW. n'avait jamais été signalée à pareille altitude dans les Pyrénées (DESPAX, 1914, 1).

tent le laquet, bien que ces deux nappes lacustres ne soient séparées que de quelques centaines de mètres et que la température des eaux soit la même dans les deux.

A quoi peut-on attribuer cette préférence des Euproctes pour le lac ? Deux différences physiques séparant les deux milieux semblent seules pouvoir être mises en cause : le peu de profondeur du laquet, la présence de vase sur son fond jointe à l'absence presque complète de pierrailles et de rochers immergés.

Le peu de profondeur du laquet doit entraîner son gel total pendant l'hiver ; cette circonstance est peut-être de nature à gêner ou même à entraver complètement le développement larvaire, mais elle ne paraît pas devoir empêcher les adultes de se réunir dans le laquet et d'y pondre, pendant la période des eaux libres. Si, pour expliquer leur abstention, on voulait faire état de cette particularité, il faudrait admettre, chez l'adulte, pendant l'été, une sorte de préscience de l'état hivernal des lieux ; la chose paraît bien invraisemblable quand on voit d'autres Batraciens, le *Bufo calamita*, par exemple, s'accoupler et pondre dans des flaques d'eau pluviale, sans se soucier de l'assèchement qui va survenir, en quelques heures, entraînant la destruction de la ponte ou la mort des larves. Le fait que l'Euprocte vit souvent dans des torrents peu profonds suffit, d'ailleurs, à montrer que le peu de profondeur du laquet ne saurait être invoquée pour y expliquer son absence.

Il faut donc en rechercher la cause dans la présence de vase et dans la rareté des pierres immergées.

On verra plus loin que l'Euprocte dépose ses œufs en les collant à la face inférieure des pierres, la vase doit faire obstacle à la ponte en rendant difficile et peu sûre leur adhérence aux rochers ; en outre, en recouvrant les œufs d'un enduit après leur dépôt, elle entrave leurs échanges avec le milieu et nuit ainsi au développement embryonnaire ; la femelle rechercherait, pour y pondre, les points dépourvus de vase, ainsi que le fait la Truite, et exactement pour les mêmes raisons.

Enfin, l'absence de pierres immergées prive des abris nécessaires un animal sténophote et doué d'un stéréotactisme positif bien net.

J'attribue donc une grande importance à la nature du fond ; la comparaison qui vient d'être faite entre le lac et le laquet d'Oncet est particulièrement suggestive à cet égard en raison

de l'étroit voisinage de ces deux stations qui rend encore plus frappante leur dissemblance bionomique.

Partout où j'ai rencontré l'Euprocte, le fond des lacs et des torrents s'est montré net de toute vase.

Au lac d'Escoubous, au contraire, j'ai trouvé un fin dépôt vaseux, dont la présence avait déjà été remarquée par RAMON (1821), qui le mentionne ainsi : « Je n'ai aperçu, d'ailleurs, au fond de ce lac, que des ulves solides et le sable, ainsi que les roches, teintes d'une couleur brune par une couche légère d'humus, réduit à un état de ténuité extrême, mais fort adhérent aux corps sur lesquels il s'est déposé. » C'est à l'existence de ce dépôt que j'attribue l'absence ou l'extrême rareté de l'Euprocte dans ce lac.

Le lac d'Araing, également privé d'Euproctes, outre sa température estivale probablement élevée, présente un fond couvert d'une vase noire, très fine, provenant de la décomposition de schistes, vase qui se soulève en épais nuages dès que l'on cherche à déplacer les pierres immergées, sa seule présence, en dehors même de toute influence de température, me semble de nature à expliquer l'absence de l'Euprocte dans ce lac.

VII. Hibernation.

Après l'été, durant lequel on rencontre l'Euprocte dans les eaux, où et comment passe-t-il l'hiver ?

La période hivernale de la vie de l'Euprocte est de beaucoup la plus mal connue, celle qui laisse le plus de place à l'incertitude. Cela n'a rien qui doive étonner, eu égard aux difficultés presque insurmontables que la neige et le rude climat des hautes altitudes opposent aux recherches sur les lieux.

La question se pose ainsi : l'Euprocte mène-t-il une vie continuellement aquatique et hiverne-t-il dans les eaux, ou bien les quitte-t-il aux approches de l'hiver, pour vivre à terre, ainsi que le font la plupart des autres Tritons ?

Cette question, la plupart des auteurs la passent sous silence.

BEDRIAGA (1897) la laisse en suspens, en écrivant (p. 736) : « Ob *M. aspera* nur während der wärmeren Jahreszeit oder das ganze Jahr im Wasser verbleibt, ist mir unbekannt. »

Deux observations, dues à deux auteurs différents, ont attiré

mon attention sur la possibilité d'un séjour à terre; malheureusement, rapportées de façon incidente, elles sont peu explicites.

TOURNEVILLE (1879, pp. 70-71) écrit : « Ce n'est que par hasard que (six semaines après le 20 juin), en soulevant des pierres dans une montagne des environs d'Eaux-Bonnes....., je capturai un tout jeune mâle, enfoui dans la terre, à 10 ou 12 centimètres de profondeur. »

BELLOC (1895, p. 431), parlant du lac de Caillaouas, signale que : « Les jours de pluie on peut voir aux environs du lac une grande quantité de Tritons. D'après M. PARATRE, qui a examiné ceux que j'ai recueillis, cette espèce s'appelle *Euproctus pyrenaicus*. » Les mots « aux environs du lac » laissent croire que ces animaux ont été rencontrés à terre, et il est possible que cet auteur se soit trouvé au bord du lac au moment où les Euproctes quittaient leurs quartiers d'hiver pour gagner les eaux.

Le comportement d'animaux en captivité, dans mes élevages, est venu renforcer les présomptions tirées des indications ci-dessus. Les individus pris en septembre 1913, au lac d'Oncet, avaient été logés dans de grands cristallisoirs, garnis de briques creuses comme abris, et remplis d'eau sous une épaisseur de quelques centimètres. Ils se maintinrent, dans ces conditions, en parfait état, en acceptant toutes les proies qui leur étaient présentées. Dès le début de décembre, les animaux manifestèrent une inappétence presque complète, plusieurs tentèrent de s'évader en grimpant contre les parois des cristallisoirs.

L'eau a été alors supprimée dans les cristallisoirs, les briques creuses dans lesquelles les animaux se sont blottis ont été arrosées, de temps à autre, pour maintenir une certaine humidité; le tout a été placé dans une salle non chauffée, où la température a été parfois très basse. Les animaux sont restés dans ces conditions durant trois mois, en demeurant presque complètement à jeun; ils ont été remis à l'eau en mars et ont repris leur activité normale; certains individus ont vécu jusqu'en fin 1916, en étant mis périodiquement à sec pendant l'hiver (').

(') Dans mes élevages, depuis 1920, j'ai constaté que les animaux pouvaient, sans inconvénient, être maintenus pendant toute l'année à l'eau; une pareille accoutumance à la vie aquatique s'observe également chez

Pour contrôler ces observations faites sur des animaux en captivité, j'ai visité, en arrière saison, une des localités qui m'étaient le plus aisément accessible.

Le 13 octobre 1920, j'ai recherché l'Euprocte dans le torrent de la vallée du Lys, aux mêmes points où j'é l'avais rencontré, en nombre, au début de l'été de cette même année; une journée de recherches attentives ne m'en a montré aucun; je crois pouvoir affirmer que, dans cette localité, tous les Euproctes avaient quitté l'eau à cette date.

J'ai alors tenté, mais vainement, de le découvrir à terre, aux environs du torrent. Cet insuccès ne peut infirmer l'hypothèse du séjour à terre; l'animal peut s'enterrer profondément sous des blocs qu'il m'était impossible de soulever seul, il peut gagner la forêt, toute proche, et y trouver des asiles inviolables dans les éboulis rocheux. On sait, d'ailleurs, combien il est difficile de découvrir les diverses espèces de Tritons pendant leur séjour à terre; BEDRIAGA (1883, p. 193) le fait remarquer au sujet de l'Euprocte corse; celui-ci présente une période d'estivation pendant laquelle il s'enterre si profondément entre les racines des châtaigniers qu'on ne peut le trouver en nombre qu'en déracinant l'un de ces arbres.

Ce que l'Euprocte corse fait, dans un climat bien différent pour éviter la dessiccation, l'Euprocte pyrénéen doit le faire pour éviter les températures très basses propres aux altitudes auxquelles il vit.

Il est probable, en effet, que l'abaissement considérable de la température extérieure se fait sentir de façon appréciable jusqu'à une certaine profondeur dans le sol.

Je dois à la complaisance de M. LATREILLE, météorologiste à l'Observatoire du Pic-du-Midi, la communication d'une série d'observations qui y ont été faites pour déterminer la température du sous-sol pendant les divers mois de l'année; je résume une partie de ces observations dans le tableau suivant.

Triton marmoratus et *T. cristatus*, en captivité. Dans ces conditions anormales la période d'hibernation ne se traduit plus chez mes Euproctes que par une inappétence presque complète pendant les mois d'hiver.

PROFONDEUR	OCTOBRE 1918	NOVEMBRE	DÉCEMBRE	JANVIER 1919	FÉVRIER	MARS	AVRIL 1912	MAI	JUIN
<i>Les températures du mois sont comprises entre les chiffres suivants :</i>									
0m15	+ 1,70 - 0,20	0,00 - 2,00	- 1,00 - 4,10	- 3,40 - 6,00	- 3,00 - 6,20	- 3,00 - 4,80	- 0,40 - 5,50	environ 0, » + 0,05 - 0,10	Dégel.
0m30	+ 2,60 + 0,10	+ 0,20 - 1,20	- 0,80 - 3,80	- 3,00 - 5,40	- 2,80 - 5,40	- 2,80 - 4,40	- 0,20 - 3,20		
0m50	+ 3,10	+ 0,40	- 0,20	- 2,60	- 2,40	- 3,50	0,00		
	+ 0,30	- 0,60	- 3,40	- 4,20	- 4,40	- 3,60	- 1,75		

Ces chiffres ne doivent être pris qu'à titre d'indication; ils ne sauraient être admis sans réserves, quand on cherche à déterminer les conditions probables de l'hibernation de l'Euprocte.

Il convient de remarquer, en effet : 1° qu'ils sont obtenus à une altitude supérieure (2.866 m.) à celles où habite l'espèce; 2° que les observations ont été faites dans un petit puits situé sur le blockhaus de l'Observatoire et recouvert d'un abri en planches, pour écarter la neige. Par ce fait même, le sol y reste soumis à une influence bien plus directe des variations thermométriques de l'air, que s'il avait été recouvert d'une épaisse couche de neige.

Ces réserves faites, il n'en reste pas moins vraisemblable que l'Euprocte doit, pendant l'hiver, s'enfoncer à d'assez grandes profondeurs pour éviter des températures inférieures à 0°.

Cet animal paraît d'ailleurs susceptible de supporter un notable abaissement de la température et peut-être même de résister à un gel accidentel, ainsi que le montre l'observation suivante.

Dans la nuit du 1^{er} au 2 janvier 1914, une brusque chute de température amena le thermomètre à — 11°. Le 2 au matin, des Euproctes mis à hiverner sous les combles, à la Faculté des Sciences, furent trouvés en apparence complètement gelés. Ils étaient entièrement rigides et plusieurs adhéraient au fond du bac par suite de la congélation du peu d'eau qui s'y trouvait.

La température, sous les combles, était descendue à — 8° environ.

Le bac contenant les animaux gelés fut placé dans une salle à une température de $+ 3^{\circ}$, qui fut portée progressivement à $+ 5^{\circ}$, puis à $+ 7^{\circ}$; deux individus donnent de faibles signes de vie; les autres restent inertes et deviennent absolument flasques. Deux de ces derniers furent plongés dans le liquide de Bouin sans manifester la moindre réaction.

4 janvier. La température est progressivement portée à $+ 13^{\circ}$; l'aspect des animaux est cadavérique, plusieurs sont fixés au Bouin sans manifester de réactions.

5 janvier. — Même température, l'aspect est encore plus mauvais, la peau se raccornit, la queue commence à se dessécher. Cependant, cinq individus saisis avec des pinces, présentent des frémissements presque imperceptibles. Pour lutter contre la dessiccation, ils sont placés sur une mince couche d'eau.

6 janvier. L'aspect est meilleur, mais les animaux sont toujours inertes, flasques, et ne réagissent aux excitations que par de faibles frémissements.

7 janvier. Progrès sensibles, la tonicité augmente, les animaux se contractent sous la pince; le plus gros, renversé sur le dos, parvient à se retourner.

A partir de ce jour, l'état reste quelque temps stationnaire: les animaux réagissent plus ou moins vivement sous la pince, mais ne se déplacent pas spontanément; chez les uns, les mouvements respiratoires restent nuls; chez les autres, ils sont perceptibles, mais faibles et lents, au nombre de dix à douze par minute (au lieu de 130 chez l'animal normal, observé au même moment).

11 janvier. Un individu présente un commencement de nécrose des orteils.

12 janvier. La nécrose des extrémités apparaît chez deux autres individus. Elle fait des progrès plus ou moins rapides et arrive à réduire les pattes à des moignons.

25 janvier. Mort de l'animal le plus atteint.

Fin janvier. Les individus que la nécrose laisse indemnes ou atteint moins gravement, récupèrent la coordination de leurs mouvements et se déplacent.

10 février. Mort d'un individu; patte postérieure droite réduite à un moignon, extrémité de la queue entièrement détruite.

24 février. Deux individus survivent encore, mais la nécrose des extrémités fait de lents progrès.

2 mars. Mort du dernier individu.

Il a donc survécu deux mois entiers à une glaciation brutale et rapide. La mort paraît attribuable à l'infection de l'organisme due à la nécrose des extrémités.

Il est vraisemblable que si l'abaissement de la température avait été progressif, au lieu de se produire brusquement, les animaux y auraient beaucoup mieux résisté. C'est ce que permettent

de croire les observations et les expériences antérieures; la résistance au gel que présentent certains Vertébrés poïkilothermes (Poissons et Batraciens) est, en effet, depuis fort longtemps connue. Le premier observateur qui, à ma connaissance, l'ait signalée dans le groupe zoologique qui nous occupe est Du Fay (1729, p. 6). Ce vieil auteur, parlant des Salamandres, s'exprime ainsi : « Non seulement elles ne vivent pas dans le feu mais, tout au contraire, elles vivent ordinairement très bien dans l'eau qui s'est glacée par le froid et où elles ont gelé. »

La résistance des Batraciens et des Poissons à la congélation a été mise en question et niée par KNAUTHE (1891, p. 104), mais les observations de cet auteur sont en contradiction avec les affirmations de MULLER ERZBARCH (1891, p. 383), dont les expériences faites sur des Grenouilles ne semblent pas laisser place au doute.

De nos jours, d'ailleurs, AUDIGÉ et MIR (1912), après avoir rappelé les observations et expériences faites sur les Poissons par FRANKLIN, HUBBARD (1850), MILNE-EDWARDS (1863), WEIS (1910) et PICTET (1911), ont montré la possibilité d'une ingénieuse application pratique, pour le transport des Poissons vivants congelés. Le point important de la technique indiquée par AUDIGÉ et MIR, et sur lequel ils insistent avec force, est la façon lente et progressive avec laquelle on doit procéder tant à la congélation qu'au dégel ⁽¹⁾ si l'on veut éviter la mortalité chez les Poissons ainsi traités.

Si, dans la nature, les Euproctes hibernant à terre, à une certaine profondeur, peuvent parfois, malgré leur abri ⁽²⁾, être soumis au gel, celui-ci ne doit se produire que peu à peu, ainsi d'ailleurs que le dégel; dans ces conditions, que l'expérimentation a montré être les plus favorables, les Euproctes doivent résister

⁽¹⁾ Consulter aussi au sujet du dégel progressif : HOPPE-SEYLER (1877, p. 30).

⁽²⁾ Dans la nature, des abris relativement minimes suffisent pour empêcher le refroidissement rapide des animaux hibernant : à Toulouse, en janvier 1914, la température minima s'est maintenue pendant plusieurs nuits à -11° , j'ai alors noté la température sous un tronçon de peuplier abattu sous lequel se trouvaient de jeunes Tritons palmés en hibernation; le 22 janvier, à midi, la température extérieure est de -5° ; sous le tronc, elle est de $+1^{\circ}$; les petits Tritons sont actifs et se déplacent; le 23, à 8 heures, la température extérieure est -9° , sous le tronc 0° ; les animaux sont torpides mais non gelés; il est d'ailleurs probable que j'ai hâté le refroidissement sous l'abri en le soulevant la veille pour placer le thermomètre.

sans subir les accidents que leur ont causé dans mon expérience involontaire, l'abaissement subit et prononcé de la température.

L'observation des Euproctes en captivité, leur absence constatée à l'automne, dans la nature, en des points où ils étaient abondants en été, montrent que ces animaux, comme les Tritons vrais, ne séjournent pas continuellement à l'eau et hivernent à terre.

Les difficultés que l'on éprouve à les rencontrer dans ce dernier habitat s'expliquent par les conditions mêmes de l'hibernation sous le climat montagnard : les animaux sont contraints à s'enfoncer profondément dans le sol pour s'abriter contre les rigueurs de la température extérieure.

Il est, en outre, probable qu'ils peuvent supporter, sans périr, des températures inférieures à 0°, auxquelles, malgré leurs abris, ils peuvent accidentellement se trouver exposés.

VIII. Comportement de l'Euprocte en période d'activité sexuelle.

1. Epoque de l'activité sexuelle.

La période d'activité sexuelle des Euproctes, comme celle des Tritons, se place au cours de leur séjour dans les eaux.

BEDRIAGA (1897, p. 737) place le début de cette période aussitôt après la fonte des glaces sur les lacs.

Je crois qu'elle ne commence qu'un peu plus tard, lorsque les eaux se sont sensiblement échauffées; en effet, au lac d'Oncet, les 22 et 23 juillet 1913, je n'ai pu observer aucun rapprochement des sexes, tandis que le 14 août de la même année j'ai trouvé plusieurs couples; c'est au mois de juillet que j'ai trouvé des animaux accouplés dans le ravin de Castelmouly, c'est-à-dire longtemps après la disparition de la neige à cette altitude.

Il est d'ailleurs vraisemblable que le début et la durée de la période d'activité sexuelle varient avec l'altitude ainsi que BEDRIAGA (1883, pp. 192-193) l'a observé chez l'Euprocte corse.

Il est probable que cette période s'échelonne sur un espace de temps assez long, du moins l'observation des animaux en captivité le ferait affirmer, sans la réserve qu'imposent les troubles apportés au comportement normal de l'espèce par la captivité elle-même.

La période d'activité sexuelle de l'Euprocte débute, en tout cas, beaucoup plus tard que celle des Tritons habitant la plaine. c'est là une conséquence directe du climat montagnard et l'on observe ce même retard chez le Triton palmé dans les stations supérieures de son aire de répartition (DESPAX, 1921, 1, pp. 52-53).

2. Le rapprochement des sexes.

L'étude du comportement des Urodèles pendant la période des amours a attiré l'attention d'un grand nombre d'observateurs. Néanmoins, chose étrange, en ce qui concerne le mécanisme véritable de la fécondation chez ces animaux, une longue période faite d'incertitudes et d'erreurs a régné depuis SPALLANZANI (1785) jusque vers 1880 (GASCO) ⁽¹⁾.

ROBIN (1874) découvre et décrit le spermatophore de l'Axolotl.

GASCO (1880), en étudiant le Triton alpestre, revoit le spermatophore émis par le mâle sans qu'il y ait étreinte des deux sexes, il montre que la femelle recueille activement les spermatophores déposés par le mâle sur le fond de l'aquarium où se faisait l'observation.

Les études subséquentes démontrent que les choses se passent de même chez tous les Tritons vrais et que, dans toutes ces espèces, la fécondation, bien qu'interne, a lieu sans rapprochement intime des sexes.

Il n'en est pas de même chez tous les Urodèles; en n'envisageant que les espèces européennes, SCHREIBER et SIEBOL (Cf. LATASTE, 1878, 1, p. 21), découvrent l'accouplement de *Salamandra*; BOSCA (1877), LATASTE (1878, 2, p. 496), BEDRIAGA (1879, 2), observent celui du Pleurodèle d'Espagne (*Pleurodeles Walllii* MICH.); LATASTE (1878, 2, p. 498) entrevoit le rapprochement des sexes chez l'Euprocte des Pyrénées; BEDRIAGA (1882-1897) l'étudie chez les trois espèces d'Euproctes.

Il résulte des travaux de ces observateurs que, dans le genre Triton, pris dans le sens large que j'ai adopté, il faut distinguer deux groupes : le premier comprend les Tritons au sens strict, chez lesquels la fécondation a lieu sans amplexus; un second est formé par la réunion des sous-genres *Pleurodeles* et *Euproctus*,

⁽¹⁾ On trouvera un exposé précis et détaillé de ces tâtonnements de près d'un siècle dans les articles de LATASTE (1878, 1, p. 209. — 2, p. 496, et 1881, p. 158).

chez lesquels la fécondation exige un rapprochement plus ou moins intime des sexes; dans ce dernier groupe, les deux sous-genres se différencient l'un de l'autre par des modalités secondaires dans la position relative des sexes durant l'amplexus. Chez les Pleurodèles, le mâle saisit la femelle sous les aisselles, en se servant de ses membres antérieurs; chez les Euproctes, c'est surtout la queue qui sert au mâle d'organe préhenseur.

Le rapprochement des sexes chez l'Euprocte des Pyrénées a été observé et décrit, pour la première fois, par LATASTE (1878, 2, p. 498). Cette observation fut faite à Paris, sur des animaux en captivité, provenant du lac d'Oncet. L'attention de LATASTE avait été éveillée par des renseignements du général DE NANSOUTY et de DE L'ISLE.

Cette observation resta incomplète et, tout en permettant d'affirmer l'existence de l'amplexus chez cette espèce, elle ne montra pas le mécanisme intime de la fécondation; si bien que LATASTE (1881, p. 162) doit se contenter d'émettre l'hypothèse que, chez cette espèce, le rapprochement sexuel est des plus intimes et que la femelle va cueillir le spermatophore jusque dans le cloaque du mâle, en se servant de son cône cloacal allongé.

BEDRIAGA (1882, pp. 265-266; 1895, p. 150, et 1897, p. 737) a minutieusement décrit l'accouplement de l'Euprocte; les figures de cet auteur ont été reproduites par BOULENGER (1910, p. 93). Ici encore, le dernier acte de la fécondation reste confus et BOULENGER peut affirmer, en 1920, que la reproduction de *Molge aspera* reste à étudier.

J'ai observé le rapprochement des sexes dans la nature et chez des animaux en captivité.

Dans la nature, les conditions dans lesquelles se trouve placé l'observateur, rendent ses constatations très difficiles et, le plus souvent, imprécises ou incomplètes; j'ai pu, cependant, réunir quelques faits intéressants.

En captivité, l'observation est rendue facile par la fréquence des accouplements; ils se succèdent pendant presque tout le temps du séjour à l'eau; dans les conditions artificielles d'élevage, la période d'activité sexuelle se prolonge, au moins pour les mâles, bien au-delà de sa durée normale. J'ai observé des

accouplements de mars jusqu'en fin décembre; ils sont moins nombreux pendant les mois chauds, quand la température des bacs est voisine de $+ 20^{\circ}$; ils sont, au contraire, fréquents, à basse température, et ont encore lieu à $+ 3^{\circ}$ et $+ 4^{\circ}$ (décembre 1920).

La position des animaux accouplés a été longuement décrite par les auteurs, auxquels on peut se reporter pour les détails; il me suffit d'indiquer, ici, que le mâle enlace étroitement la femelle dans la région pelvienne, en se servant de sa queue, dont il forme un véritable nœud. Placé sous la femelle ou à côté d'elle, le mâle se tord suivant son axe en rapprochant son cloaque du mamelon cloacal femelle qu'il entoure de ses pattes postérieures.

Les auteurs ne paraissent pas avoir vu les premiers préliminaires, c'est-à-dire la recherche et la rencontre des sexes, avant l'étreinte.

Le mâle en rut ne poursuit pas les femelles, mais attend que l'une d'elles passe à sa portée; pendant cette attente, il prend une attitude des plus singulières : il se soulève légèrement sur ses pattes, de façon telle que l'abdomen ne repose plus sur le fond; puis il redresse sa queue à 90° de sa position normale, en la plaçant à angle droit avec le tronc. Il demeure ainsi, longuement immobile, en un point quelconque du bac, attendant qu'une femelle passe à portée. Dès que l'une d'elles passe à côté de lui, le mâle rabat latéralement sa queue, par un mouvement d'une vivacité surprenante, et la saisit avec la rapidité d'un piège qui se détent.

Ainsi surprise, la femelle, *volens nolens*, doit subir l'étreinte.

On ne trouve donc rien ici qui soit comparable aux préludes si bien décrits par GASCO chez le Triton alpestre. Le mâle, transformé en véritable piège vivant, agit avec une soudaineté, on est tenté de dire une brutalité, telle qu'il n'est pas rare de voir la femelle saisie par le cou et comme menacée d'étranglement; elle lutte alors, et parvient parfois à se dégager. Dans le premier accouplement observé par LATASTE, les animaux se trouvaient au début dans cette position anormale.

Cette absence de préludes véritables, cette soudaineté dans l'approche du mâle expliquent, à mon sens, un fait qui avait frappé BEDRIAGA (1883, p. 232, note 3) : la fréquence des accouplements homosexuels entre mâles; cet auteur l'avait attribué à

ce que, dans son élevage, il n'y avait qu'une femelle pour treize mâles, aussi dit-il : « Faute de mieux umarten sich die Männchen untereinander. »

Dans mes élevages, j'ai été bien des fois témoin de semblables accouplements : en fait, ils étaient presque aussi fréquents que les accouplements normaux et cependant, en 1920 et 1921, j'avais 30 femelles pour 45 mâles ; il est donc impossible d'expliquer, ici, la fréquence de ces rapprochements par la pénurie des femelles ; il faut en chercher la cause dans le comportement du mâle en rut, tel que je viens de le décrire : placé en position d'attente, le mâle saisit tout animal qui passe à sa portée, sans distinction de sexe, son mouvement de capture est un pur réflexe et n'implique aucun discernement. Un exemple typique de cette absence de discernement nous est fourni par une observation de BEDRIAGA (1897, p. 738) : « Augenblicklich beobachte ich ein Männchen von *M. aspera*, das ein anderes Männchen von *M. marmorata* seit zehn Stunden mit dem Schwanze umgürtet. »

Ce comportement établit, entre l'Euprocte et les Tritons vrais, une démarcation remarquable ; il motive, d'autre part, un curieux rapprochement avec les Batraciens Anoures chez lesquels on a depuis longtemps observé des faits analogues, le caractère réflexe de l'enlacement de la femelle par le mâle est bien connu chez ces derniers Batraciens et très facile à constater ; de nombreux faits d'observations montrent, chez ces animaux, la même absence de discernement que j'ai constatée chez l'Euprocte, des mâles saisissent, en effet, des femelles d'autre genre que le leur ou même des animaux appartenant à une autre classe ⁽¹⁾.

LOEB (1908, p. 289) ramène ce réflexe de l'accouplement des Anoures à une manifestation de stéréotropisme due à « une excitabilité de contact propre à la saison du rut », cette interprétation du phénomène en question semble corroborée par le comportement sexuel des Euproctes, chez lesquels existe, ainsi que

(1) Malgré sa longueur, je crois intéressant de citer, à ce sujet, le passage suivant de BOULENGER (1898, p. 310). Parlant de *Rana temporaria*, cet auteur écrit : « The genesis fury of the males is such that nothing will induce them to release their hold... Nevertheless they also often make mistakes, and clasp females toads, or Pelobates, frequently causing the death of the latter by fracture of the pectoral girdle, that Batrachian, as we have described above, being, in legitimate unions, seized round the waist, not under the arms. That, in the same way, common frogs and toads are injurious to slow-moving pond fishes, such as carp, to which they cling by poking the hands into the eyes of the fish, was noticed by PENNANT in the last century, and has since been verified by numerous observers. »

je l'ai montré plus haut, un stéréotactisme parfaitement net.

Ce qui se passe après la capture de la femelle par le mâle a été bien vu par BEDRIAGA; mes propres observations concordent le plus souvent avec les siennes, sauf en ce qui a trait au mécanisme intime de la fécondation.

La durée de l'enlacement est variable, mais peut être fort longue; je l'ai vue souvent dépasser quatre heures. Pendant ce temps, le mâle présente des alternatives d'excitation, qui précèdent les émissions spermatiques et d'immobilité presque cataleptiques qui suivent ces émissions.

Durant les périodes d'excitation, le mâle frictionne le mamelon cloacal de la femelle avec ses pattes postérieures. Il apporte à cette manœuvre une telle ardeur et une telle insistance, qu'il détermine parfois une hémorragie superficielle du mamelon cloacal de la femelle. Ce détail, déjà aperçu par BEDRIAGA (1882, p. 267), s'explique non seulement par l'ardeur du mâle, mais encore et surtout par la position exceptionnellement superficielle des capillaires de la peau chez l'Euprocte.

En raison de mon accord avec BEDRIAGA, je me bornerai à rapporter ici l'une de mes observations sur l'accouplement.

6 juillet 1920. — 15 h. 20. Je trouve un couple enlacé, sans avoir assisté au début de l'accouplement; le couple est isolé.

15 h. 45. Je constate la présence d'un spermatophore adhérent au côté gauche du mamelon cloacal de la femelle, vers sa base, loin des lèvres de l'ouverture cloacale.

15 h. 50. Ce spermatophore se détache par suite des mouvements de la femelle, le déplacement de cette dernière me permet d'apercevoir un autre spermatophore aplati, collé en arrière du mamelon.

17 h. 12. Après une période d'excitation, le corps du mâle est agité de frémissements spasmodiques.

17 h. 15. Le mâle émet un troisième spermatophore qui fait lentement saillie entre les lèvres fortement turgescents de son cloaque; au moment où il s'en échappe, il présente la forme d'une virgule, ou, mieux encore, celui d'une larme batavique.

Aussitôt après l'émission, les pattes postérieures du mâle entrent en jeu, leurs mouvements transportent le spermatophore vers l'arrière et le cachent à ma vue; le mâle reste ensuite complètement immobile.

Un mouvement de la femelle permet de voir que ce spermatophore a été réuni au précédent et forme, avec lui, une masse blanchâtre, de forme irrégulière, qui adhère au côté gauche du mamelon cloacal et un peu vers l'arrière.

- 17 h. 20. Le mâle effectue quelques mouvements des pattes postérieures, ces dernières sont croisées sur le mamelon du cloaque femelle qu'elles frictionnent, ce faisant elles atteignent le paquet spermatique qui se déforme à leur contact.
- 17 h. 30. Le corps tout entier du mâle présente des contractions.
- 17 h. 45. La femelle se déplace et semble chercher à se dégager. A la suite de ses efforts, le paquet spermatique est écrasé et des portions s'en détachent.
- 18 heures. Le paquet spermatique se décolle du mamelon cloacal, il repose, alors, sur la face interne de la cuisse gauche de la femelle, il n'y adhère point et ne tarde pas à tomber au fond du bac.
- 18 h. 5. Comme je cherche à déplacer légèrement les animaux, ils se séparent presque spontanément.

Toutes mes autres observations faites sur des individus en captivité, ne font que répéter l'observation précédente, sans y apporter de variantes notables. Dans tous les accouplements dont j'ai été témoin, la femelle joue un rôle entièrement passif, les faits ne confirment donc pas l'hypothèse de LATASTE qui supposait que la femelle, grâce à la forme conique de son mamelon cloacal, pouvait aller recueillir le spermatophore à l'intérieur même du cloaque du mâle.

D'autre part, je n'ai jamais vu le mâle déposer le spermatophore dans l'ouverture du cloaque de la femelle; le paquet spermatique se fixe, au moment de son émission, sur un point plus ou moins éloigné de l'orifice cloacal femelle, tantôt sur les côtés du mamelon, tantôt vers sa base; il s'en détache souvent et tombe sur le fond.

Dans les premières observations de BEDRIAGA (1882, p. 268), les choses se passent comme dans mes propres observations, et l'auteur écrit, en parlant du spermatophore que : « Malheureusement ce dernier ne fut pas une seule fois recueilli par la femelle, pendant que j'observais l'accouplement. Une fois il resta adhérent aux parois du cloaque, une autre fois suspendu à son extrémité postérieure. »

Plus tard, cependant, le même auteur (1897, p. 738) signale que : « Les masses spermatiques, dans quelques cas, lorsque elles adhèrent au voisinage de l'ouverture cloacale femelle, sont recueillies par cette dernière dans la chambre cloacale, mais non en entier, la portion gélatineuse du spermatophore se perd et tombe au fond. »

Pour ma part, je n'ai jamais pu voir la femelle faire la moindre tentative pour recueillir ces spermatophores, comme le font les femelles des Tritons vrais; elle serait d'ailleurs singulièrement gênée dans cette manœuvre par le mâle qui continue à la maintenir après l'émission spermatique. Enfin, il paraît bien probable que, dans les conditions naturelles, les spermatophores qui se détachent du corps de la femelle sont aussitôt entraînés par le courant et perdus. En présence de ces constatations, il est difficile de concevoir le mécanisme de la pénétration des spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle.

L'examen du spermatophore, une nouvelle interprétation des manœuvres du mâle pendant l'accouplement, permettent cependant de trancher cette difficulté.

3. Le spermatophore.

Le spermatophore de l'Euprocte des Pyrénées n'a pas été décrit par les auteurs. BEDRIAGA (1897, p. 738) se borne à signaler son existence et parle d'une portion gélatineuse, sans en préciser la forme; BOULENGER (1918) peut encore noter le manque de renseignements au sujet des différences probables que doivent présenter les spermatophores dans les diverses espèces du groupe des Euproctes.

Les paquets spermatiques que j'ai vu émettre par les mâles de l'Euprocte des Pyrénées se sont toujours montrés sous une forme beaucoup plus simple que celles décrites par les auteurs chez d'autres Urodèles, tels que l'Axolotl, ROBIN (1874, p. 379, pl. XV, fig. 3), le Triton alpestre, ZELLER (1890, p. 591, fig. 1 à 3), et *Triton viridescens*, JORDAN (1893, pl. XIV, fig. 2).

Le spermatophore se présente comme un corps irrégulièrement piriforme, ayant environ 1 mm. et demi de grand diamètre; légèrement aplati entre lame et lamelle, il atteint 2 mm. de diamètre.

Examiné à un faible grossissement, son aspect rappelle celui d'une minuscule boule de coton. On y peut distinguer deux parties, de couleur légèrement différente, l'une d'un blanc nacré, avec des granulations plus blanches que le fond, l'autre d'un blanc plus mat et paraissant formée d'un enchevêtrement de filaments ténus; les contours de cette partie sont indécis et se modifient avec lenteur au cours de l'observation. Il suffit d'un

grossissement de 65 fois pour montrer qu'elle est formée par une agglomération de spermatozoïdes; ceux-ci ondulent librement à la surface et sont lâchement agglutinés par la sécrétion des glandes cloacales du mâle; leurs mouvements expliquent les légères modifications de forme constatées à un grossissement plus faible.

On peut donc distinguer encore ici les deux parties que les auteurs décrivent chez les autres Tritons : la masse ou paquet spermatique et le spermatophore gélatineux qui l'accompagne et lui sert de support; mais chez l'Euprocte des Pyrénées, elles sont moins distinctes et séparées qu'ailleurs; en outre, la portion gélatineuse est beaucoup plus réduite et ne présente pas les formes compliquées qu'elle affecte par exemple chez le Triton alpestre.

Traités par la méthode des frottis sur lame et colorés, les spermatozoïdes apparaissent comme des filaments très allongés, mesurant 325 à 340 μ de longueur totale. Dans cette longueur, la tête est comprise pour 75 à 80 μ ; elle est à peine plus épaisse que la queue et pointue vers l'avant. La queue présente une membrane ondulante bien visible. L'aspect général est tout à fait comparable à celui des spermatozoïdes de l'*Axolotl*, tels que les figure ROBIN (1874, pl. XV, fig. 2).

4. Pénétration des spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle.

Au cours d'un même accouplement, le mâle peut émettre trois ou quatre spermatophores; avant et immédiatement après chacune des émissions, il caresse et frictionne le mamelon cloacal de la femelle à l'aide de ses pattes postérieures; cette manœuvre, extrêmement remarquable ⁽¹⁾, a attiré l'attention de BEDRIAGA (1882, p. 267) qui écrit, à ce sujet : « Les orteils du mâle sont si diligemment occupés (à cette manœuvre) que je n'ai jamais rencontré une pareille mobilité chez nos autres Urodèles européens. » L'auteur attribue à cette action du mâle un rôle excitateur vis-à-vis de la femelle.

J'attache à cette action une importance beaucoup plus grande;

(1) Ici encore, il est possible de noter une curieuse analogie avec certains Anoures; on ne peut, en effet, assister à ces manœuvres du mâle sans songer à celles qui accompagnent l'accouplement de l'*Alytes obstetricans*, durant lequel les pattes postérieures du mâle jouent aussi un rôle important.

j'ai constaté, comme BEDRIAGA, que les orteils du mâle atteignent souvent les lèvres du cloaque de la femelle, je les ai même vus les écarter légèrement et pénétrer dans le vestibule; d'autre part, j'ai déjà fait remarquer plus haut que les pattes du mâle, tout en caressant le mamelon cloacal de la femelle atteignent et déforment le ou les spermatophores qui s'y étaient fixés lors des émissions précédentes; ce faisant, les orteils entraînent les spermatozoïdes qui ondulent à la surface du spermatophore, sans être protégés par aucune enveloppe, ils les portent ainsi jusqu'à l'orifice génital femelle.

La seule observation bien nette qu'il m'ait été donné de faire dans la nature, est venu corroborer cette interprétation des manœuvres du mâle.

Le 21 juillet 1921, je rencontre dans le torrent du ravin de Castelmouly, deux *Euproctes* accouplés, placés à très faible profondeur; la position du couple est telle que je puis apercevoir le mamelon cloacal de la femelle, sa portion terminale est recouverte d'une masse crémeuse blanchâtre, évidemment spermatique, qui masque l'ouverture cloacale et déborde sur ses lèvres. La masse spermatique est informe, elle présente l'aspect d'un épais badigeon couvrant l'extrémité du cône cloacal; cet aspect montre qu'elle était composée de plusieurs spermatophores réunis et écrasés par les mouvements réitérés de friction opérés par le mâle.

Je suis donc conduit à admettre que les manœuvres si singulières du mâle, loin d'être de simples préludes, jouent un rôle capital dans la fécondation.

A l'opposé de ce qui se passe chez les Tritons vrais, la femelle reste entièrement passive pendant toute la durée du rapprochement sexuel, c'est le mâle lui-même qui assure le transport des spermatophores au voisinage de l'ouverture génitale de la femelle et qui y fait pénétrer les spermatozoïdes, il se sert, pour cela, de ses pattes postérieures et ses orteils jouent, dans une certaine mesure, le rôle d'organes d'intromission.

IX. La ponte.

La ponte est difficile à observer, dans la nature, en raison des lieux où les œufs sont déposés; il est non moins malaisé d'en

être le témoin pendant la captivité, car les femelles, dans ces conditions, se refusent presque toutes à pondre et, quand elle a lieu, la ponte paraît se faire toujours de nuit.

1. Epoque de la ponte.

Au lac d'Oncet, la ponte doit s'effectuer en fin juillet et en août. En effet, les 22 et 23 juillet 1913, je ne rencontre que des adultes et aucune larve, et je ne parviens pas à découvrir d'œufs; néanmoins, la ponte doit commencer à cette époque, car une femelle capturée le 22 pond, à Toulouse, le 28.

Le 10 septembre de la même année, je recueille de nombreuses larves venant d'éclore et, d'autre part, le 14 août 1920, je trouve des œufs contenant des embryons déjà avancés, sans apercevoir encore de jeunes larves.

2. Lieux de ponte.

Au lac d'Oncet, je n'ai constaté la présence des œufs et des très jeunes larves, qu'en un seul point : au voisinage immédiat du déversoir et dans le déversoir lui-même. Les œufs sont fixés isolément entre les pierres, collés à leur face inférieure; on ne peut les découvrir qu'en déplaçant ces pierres; dans les lieux de ponte, la profondeur d'eau est très faible (25 à 40 cm.) et le courant est bien sensible.

3. La ponte en captivité.

En captivité, malgré la fréquence des rapprochements sexuels, il est extrêmement rare d'obtenir la ponte. BEDRIAGA (1882) n'avait pu d'abord y réussir, il attribue cet échec au trouble apporté à la maturation des éléments sexuels par le climat de Nice, où il faisait ses observations ⁽¹⁾.

Une pareille explication ne peut être invoquée pour des femelles prises à l'époque même de la ponte et observées aussitôt; tel était le cas pour les femelles recueillies par moi à Oncet, en juillet et août 1913 et cependant, même dans ces conditions, je n'ai obtenu qu'une seule ponte, le 28 juillet, d'une femelle capturée six jours auparavant.

De 1913 à 1916 aucune des femelles n'a pondu en captivité;

⁽¹⁾ Cet auteur paraît cependant avoir obtenu la ponte plus tard (BEDRIAGA, 1897, p. 739).

elles étaient alors placées dans des bacs, sans renouvellement d'eau continu.

En juin 1921, des femelles prises l'année précédente, ont pondu. Malheureusement, après mes insuccès persistants, je n'espérais plus obtenir de ponte et je me suis aperçu de la présence des œufs sans avoir assisté à leur dépôt et sans pouvoir, par conséquent, en noter la date exacte.

Il convient de remarquer que les femelles qui ont pondu en 1921, se trouvaient placées, à la différence des précédentes, dans des bacs où j'avais pu établir un courant d'eau continu, grâce aux facilités que me donnait la Station d'Hydrobiologie et de Pisciculture de l'Université de Toulouse.

La ponte du 28 juillet 1913 ne comprenait que 12 œufs; ce petit nombre laisse croire que la femelle avait déjà commencé de pondre avant sa capture, et que la ponte totale, vraisemblablement plus abondante, doit être fractionnée ainsi que cela a lieu chez les autres Tritons (*Cf.* BOULENGER, 1910, p. 126).

Les œufs sont isolés, collés à la surface des galets garnissant le fond du cristalliseur où était placée la femelle. Certains adhèrent aux parois de verre, mais tous sont placés entre deux surfaces formant un angle aigu, entre deux cailloux ou entre un caillou et la paroi du cristalliseur. L'angle ainsi formé est parfois si aigu qu'il est difficile de comprendre comment la femelle est parvenue à y loger l'œuf. Dans une telle position, on comprend que les œufs sont plus protégés contre les chances d'un déplacement accidentel que s'ils étaient simplement déposés à la surface supérieure des pierres.

Dans les pontes de juin 1921, beaucoup d'œufs ont été pondus par les femelles dans une position singulière qui les avait d'abord soustraits à mes regards. L'écoulement de l'eau est assuré dans les bacs par un tuyau d'échappement dont on peut régler la hauteur pour établir le niveau de l'eau dans le bac. A sa partie supérieure, ce tuyau présente une partie amovible, évasée, en forme d'entonnoir renversé, dont la base porte une toile métallique permettant le passage de l'eau tout en s'opposant à celui des animaux. Les femelles ont déposé leurs œufs sur la face interne des parois de cet entonnoir au travers de la toile métallique et à son contact. Ce point de ponte paraissait, sans nul doute, très favorable aux femelles, car les œufs n'y étaient pas isolés, mais réunis en groupe, et se touchant les uns les

autres; ils provenaient certainement de plusieurs pontes, leurs embryons n'étant pas tous au même stade de développement. Dans le bac, d'autres œufs furent pondus sous les pierres, mais isolément, comme dans la ponte de juillet 1913 et dans des positions analogues.

La ponte effectuée dans le tuyau d'échappement mérite de retenir l'attention. Les femelles ont évidemment recherché, pour y pondre, l'endroit du bac où le courant de l'eau était le plus sensible; cette préférence, je l'ai déjà constatée dans la nature, au déversoir du lac d'Oncet; elle est une manifestation de plus de la rhéophilie de l'espèce, elle explique vraisemblablement l'insuccès de BEDRIAGA et les miens, de 1913 à 1916, à observer la ponte; je n'ai pu l'obtenir, en effet, que lorsqu'il m'a été possible de placer les femelles en eau courante.

La position des œufs au-dessous de la toile métallique garnissant le tuyau d'échappement me fait regarder aujourd'hui comme démontrée, malgré l'absence d'observation directe, une hypothèse que m'avait suggérée, en 1913, la vue des œufs déposés en des points difficilement accessibles à la femelle.

Je m'étais alors demandé si le cône cloacal de la femelle ne jouerait pas, au moment de la ponte, le rôle d'un véritable organe d'oviposition, lui permettant de loger ses œufs en des points où elle ne peut introduire son corps tout entier; un pareil rôle serait analogue, toutes proportions gardées, à celui de l'organe d'oviposition qui permet au *Rhodeus amarus* d'introduire ses œufs entre les valves des Anodontes. Il ne me paraît plus douteux qu'il en soit ainsi; en effet, pour parvenir à déposer ses œufs au-dessous de la toile métallique il faut, de toute nécessité, que la femelle glisse l'extrémité conique de son mamelon cloacal entre les mailles de cette toile. Les dimensions de ces mailles sont si faibles que l'œuf placé au-dessous ne semble pas pouvoir y passer, mais il ne faut pas oublier que l'œuf est susceptible de se déformer légèrement au passage et surtout qu'après la ponte son diamètre s'accroît sensiblement par suite du gonflement de son enveloppe gélatineuse. Toutefois, il n'en reste pas moins indispensable d'admettre, pour expliquer sa présence en ces points, que le cône cloacal est susceptible de s'amincir en s'allongeant de façon appréciable, de façon à pouvoir passer entre les mailles de la toile (¹).

(¹) BEDRIAGA (1897, p. 739) paraît avoir vu ces modifications de forme du

Ce rôle spécial du mamelon cloacal me paraît donc certain.

La forme du mamelon cloacal de la femelle, particularité morphologique des plus frappantes de l'Euprocte pyrénéen, serait liée à cette fonction particulière.

Cette forme du mamelon cloacal de la femelle se retrouve chez l'Euprocte sarde, aussi pourrait-on être tenté de la regarder comme une modification adaptative du cloaque normal des Tritons due à la nécessité où sont les femelles, pondant dans les torrents, de placer leurs œufs de telle manière qu'ils échappent à tout danger d'entraînement par les eaux. Une pareille façon de voir ne saurait être soutenue; il suffit, en effet, pour la repousser, de remarquer que la femelle d'*Euproctus montanus* ne possède pas de mamelon cloacal conique et cependant elle a le même habitat et elle pond dans les mêmes conditions que les deux autres.

Néanmoins, et sans qu'il soit possible de parler d'adaptation, il n'en reste pas moins vrai que la forme particulière du mamelon cloacal des femelles des Euproctes pyrénéen et sarde leur facilite le dépôt des œufs en des points où, sans être entraînés, ils peuvent rester soumis à un renouvellement continu et rapide de l'eau, condition indispensable à leur développement.

X. L'œuf.

Les œufs sont assez régulièrement sphériques, mais présentent un léger aplatissement aux points de contact avec leur support; leur couleur est claire, blanc-jaunâtre, ils sont entourés par une enveloppe gélatineuse épaisse, résistante et très transparente. L'épaisseur de cette enveloppe est proportionnellement plus grande que chez le Triton marbré ou le Triton palmé.

La grosseur de l'œuf avait frappé BEDRIAGA, qui leur assigne un diamètre extérieur de 4,5 mm., cette dimension est la dimension minima et ils atteignent souvent 5 mm. Dans la ponte de juillet 1913, quatre œufs mesuraient 4,5 mm., deux mesuraient 4,7 mm., les six autres atteignaient 5 mm. de diamètre. Ces

mamelon au moment de la ponte : « Die Kloakenkegel des Weibchens dehnt sich im Augenblicke des Gebärens sehr in die Länge », mais il ajoute « und zugleich in die Breite ».

chiffres ne concernent que les œufs frais pondus. Plus tard, quand l'embryon se développe et que la forme du corps commence à se dessiner, l'enveloppe gélatineuse se dilate et se transforme en une sorte de vésicule ovoïde. Un de ces œufs, mesuré peu avant l'éclosion de la larve, atteignait 9,5 mm. de plus grand diamètre. A l'intérieur de l'enveloppe on aperçoit la jeune larve courbée en arc. C'est probablement les mouvements exécutés par l'embryon dans l'œuf qui distendent l'enveloppe et lui font atteindre ces dimensions.

L'Euprocte sarde, comme l'Euprocte pyrénéen, présente des œufs plus volumineux que ceux des Tritons vrais ou des Pleurodèles.

WOLTERSTORFF (1903, p. 279), étudiant la ponte de l'espèce sarde, attire l'attention sur ce point de ressemblance entre les deux espèces. Ce nouveau caractère commun peut, lui aussi, être considéré comme une conséquence probable de leur mode de vie analogue.

Tous deux animaux d'eaux froides, les Euproctes pyrénéen et sarde pondent des œufs plus gros que ceux des Tritons vrais et de Pleurodèles, animaux d'eaux chaudes. On retrouve, entre ces deux groupes, la même différence qui sépare, chez les Poissons, les Cyprinides animaux d'eaux chaudes et les Salmonides, en particulier de la Truite, animal d'eaux froides, vivant souvent dans les mêmes torrents que l'Euprocte pyrénéen. Les premiers ont des œufs petits et nombreux, la seconde des œufs plus volumineux et moins abondants.

XI. Durée du développement embryonnaire.

Tout comme l'œuf de la Truite, celui de l'Euprocte des Pyrénées a besoin, pour se développer, d'une eau courante et d'une température assez basse. L'absence de toute éclosion après la ponte de 1913 tient, sans nul doute, au manque de renouvellement d'eau dans les bacs. En juin-juillet 1921, dans des bacs alimentés en eau courante, j'ai obtenu un certain nombre d'éclosions, mais la mortalité des œufs a été considérable et doit être attribuée à la température trop élevée de l'eau; elle s'est maintenue, en effet, entre $+ 18^{\circ}$ et $+ 20^{\circ}$, c'est-à-dire à près du double de la température normale du lac d'Oncet, en été.

Je ne puis préciser de façon certaine le laps de temps qui

s'écoule entre le moment de la ponte et celui de l'éclosion; toutefois, il paraît devoir être assez long. A la température moyenne de $+ 19^{\circ}$, des œufs ont donné naissance à des larves vingt jours après avoir été trouvés dans les bacs.

Il est probable que la ponte remontait déjà à quelques jours et même, en admettant que les œufs aient été aperçus immédiatement après la ponte, il n'en reste pas moins vraisemblable que la durée du développement embryonnaire dépasse vingt jours dans les conditions normales, c'est-à-dire à une température sensiblement plus basse. Les expériences de O. HERTWIG (1896) sur le développement des œufs de Grenouille ont, en effet, montré que la durée de l'incubation croît avec l'abaissement de la température. D'autre part, WOLTERSTORFF (1903, p. 279), indiquant une durée d'un mois pour le développement embryonnaire de l'Euprocte sarde, j'ai tout lieu de penser que le développement de l'espèce pyrénéenne demande à peu près le même temps pour s'effectuer.

XII. Conclusions.

L'éthologie toute entière de l'Euprocte des Pyrénées est dominée par le caractère sténotherme de l'espèce, caractère qui se constate dès la ponte et le développement embryonnaire et que l'on retrouve durant toute la vie de l'adulte. Il entraîne, avec lui, comme conséquence, une rhéophilie bien nette; en effet l'Euprocte, souvent considéré comme lacustre est, en réalité, plus torrenticole que lacustre et recherche les eaux courantes même lorsqu'il vit dans les lacs.

Ces deux caractères dérivant l'un de l'autre, font de l'Euprocte une espèce alticole et expliquent sa localisation géographique en pays de montagne.

L'animal est, en outre, sténophote et doué d'un stéréotactisme positif; ces diverses particularités éthologiques entraînent des exigences écologiques assez strictes qui permettent de comprendre la distribution topographique discontinue de l'espèce formant des colonies distinctes dans les seuls points où toutes les conditions de milieu nécessaires sont restées réunies et disparaissant partout ailleurs.

Me ralliant ici à l'opinion de LOEB, j'admet comme une consé-

quence du stéréotactisme positif de l'espèce l'existence chez elle d'un véritable accouplement précédant la fécondation.

L'observation du comportement de l'Euprocte des Pyrénées en période de rut montre que le mécanisme intime de la fécondation diffère à la fois de celui des Tritons vrais et de celui des deux autres espèces d'Euproctes; son accouplement, qui n'est pas sans quelque analogie avec celui des Anoures, est si différent du mode de fécondation des Tritons vrais qu'il justifie à lui seul la séparation de l'un et des autres, en dépit des ressemblances anatomiques que nous avons constatées plus haut entre eux. Au contraire, les différences constatées dans le mécanisme de la fécondation des trois espèces d'Euproctes bien que marquées, peuvent être considérées comme des modalités d'un même comportement. Sans qu'il soit possible de parler d'adaptation à la vie rhéophile, il convient cependant de remarquer que l'accouplement des trois espèces d'Euproctes est de nature à assurer la fécondation dans les eaux torrentielles où elles vivent et dans lesquelles le mode de fécondation normal des Tritons vrais semble devoir être inopérant.

CHAPITRE V

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE D'*EUPROCTUS ASPER*; ÉTHOLOGIE
DE LA LARVE; CYCLE VITAL DE L'ESPÈCE

I. Historique; plan du chapitre.

Les auteurs ne donnent que peu de renseignements sur les stades larvaires de l'Euprocte des Pyrénées; BEDRIAGA (1895, 1, 2, p. 154, et 1897, p. 730), qui décrit minutieusement la larve de cet Urodèle, semble n'avoir eu entre les mains que des larves déjà âgées ou, du moins, il ne s'occupe que fort peu des larves jeunes.

J'ai pu élever des larves presque depuis leur éclosion jusqu'à leur métamorphose; grâce à cet élevage qui, à ma connaissance, n'avait été jamais réalisé, je puis décrire, en détail, le développement larvaire de cette espèce.

Après avoir indiqué la marche générale de ce développement, j'en décrirai les principaux stades en m'attachant à compléter et à préciser les données des auteurs.

Cela fait, il me sera facile de signaler les caractères morphologiques les plus importants qui permettent de distinguer, même aux stades les plus jeunes, les larves d'*Euproctus asper* de celles des Tritons vrais; je complèterai ainsi les tableaux de détermination des larves des Tritons d'Europe donnés par BEDRIAGA (1891, p. 295) et par BOULENGER (1910, p. 110).

Pour déterminer la durée probable du développement larvaire normal, je confronterai les résultats obtenus dans les conditions artificielles de mes élevages avec mes observations dans la nature; j'arriverai, par ce moyen, à compléter nos connaissances du cycle vital tout entier.

II. Développement des larves en captivité.

1. L'élevage.

a) *Provenance des larves.* — Les larves élevées ont été recueillies par moi au lac d'Oncet, le 10 septembre 1913; plusieurs séjours au bord du lac en juillet et août de la même année ne m'avaient procuré que des adultes.

Le 10 septembre, après deux jours de vaines recherches dans le lac lui-même, je découvre les jeunes larves dans le déversoir, cachées sous les pierrailles, en eau bien courante et à une profondeur très faible.

Elles mesurent environ 15 mm. de long et ressemblent à de tout jeunes alevins de poissons; dérangées, elles se déplacent très vivement à la nage en faisant onduler tout leur corps, mais elles ne tardent pas à retomber au fond, où elles reposent sur le flanc; elles sont de couleur jaunâtre très clair, plus pâle du côté ventral.

Une partie des larves sont fixées au Bouin sur les lieux de capture, les autres sont gardées vivantes. L'étude ultérieure des premières a montré qu'elles n'avaient pas encore entièrement résorbé leur vitellus, ce qui permet de conclure que leur éclosion était toute récente et ne remontait peut-être qu'à quelques heures, tout au plus à très peu de jours (*).

b) *Conditions d'élevage, alimentation.* — Les larves, transportées à Toulouse, ont été placées dans de grands cristallisoirs contenant une couche d'eau de 10 cm. d'épaisseur au maximum; cette eau était renouvelée une fois par jour.

L'alimentation a été très difficile au début, les larves n'acceptant que des proies vivantes et mobiles, de petits Ostracodes sont saisis par les larves mais aussitôt rejetés, leur taille rendant la déglutition impossible.

La seule nourriture qui m'a permis d'alimenter les très jeunes Euproctes a consisté en larves de Culicides venant d'éclore : des pontes de *Culex* recueillies dans une mare étaient déposées dans les cristallisoirs; les larves qui en sortaient étaient aussitôt happées par les Euproctes, leur forme allongée et leur faible diamètre facilitaient l'ingestion.

Cette alimentation doit d'ailleurs se rapprocher de l'alimentation normale, car dans les points où j'ai recueillies les larves d'Euproctes, les pontes de Chironomides étaient très abondantes;

(*) Il n'est pas sans intérêt, au point de vue biologique, de noter les conditions atmosphériques rencontrées au lac d'Oncet au moment de la capture de ces larves : depuis mon dernier passage en août, le temps s'est considérablement refroidi, il a neigé le 6 septembre au sommet du Pic-du-Midi (à 400 m. au-dessus du lac); le 9 au soir, il tombe, sur le lac, une pluie glaciale, mêlée de neige; le 10, au matin, la température de l'air au niveau du lac est de + 5°; toutefois, malgré l'abaissement de la température extérieure, les eaux du lac sont encore à + 10°. On voit combien est courte la belle saison à cette altitude et dans quelles dures conditions climatologiques a lieu l'éclosion des larves.

il est possible aussi que de très petits Copépodes rougeâtres, fort nombreux dans le lac au mois de septembre, servent de nourriture aux jeunes larves.

Le 13 octobre, faute de larves de *Culex*, je donne des « Vers de vase » (larves de *Chironomus*) finement hachés, la bouillie de vers de vase est distribuée au moyen d'une pipette, les larves n'en acceptent des parcelles que lorsqu'elles sont en mouvement, la majeure partie de la nourriture ainsi présentée reste inutilisée.

Vers le 10 octobre, les larves ont atteint une taille qui leur permet de déglutir de petites Daphnies; à partir de ce jour, leur alimentation devient chose aisée : nourries, pendant les premiers mois avec des Cladocères, elles acceptent plus tard toutes les proies vivantes de taille convenable; à défaut de ces dernières, elles prennent volontiers des tronçons de vers de terre présentés au bout d'une pince.

c) *Durée de l'élevage.* — L'élevage des larves a duré du 10 septembre 1913 à la fin de mai 1914, époque où a eu lieu la métamorphose. L'élevage d'un petit nombre de jeunes a été prolongé jusqu'en décembre 1915, moment où a été sacrifié le dernier des individus provenant des larves prises deux ans auparavant, sur les bords du lac d'Oncet.

2. Marche du développement larvaire.

Bien que les larves en élevage aient été maintenues dans des conditions sensiblement constantes, leur croissance ne s'est pas effectuée de façon continue.

Au cours du développement, des mensurations ont été faites sur des individus prélevés et fixés. Ces individus pris au hasard parmi les animaux en élevage représentent l'état moyen des larves au moment de leur prélèvement.

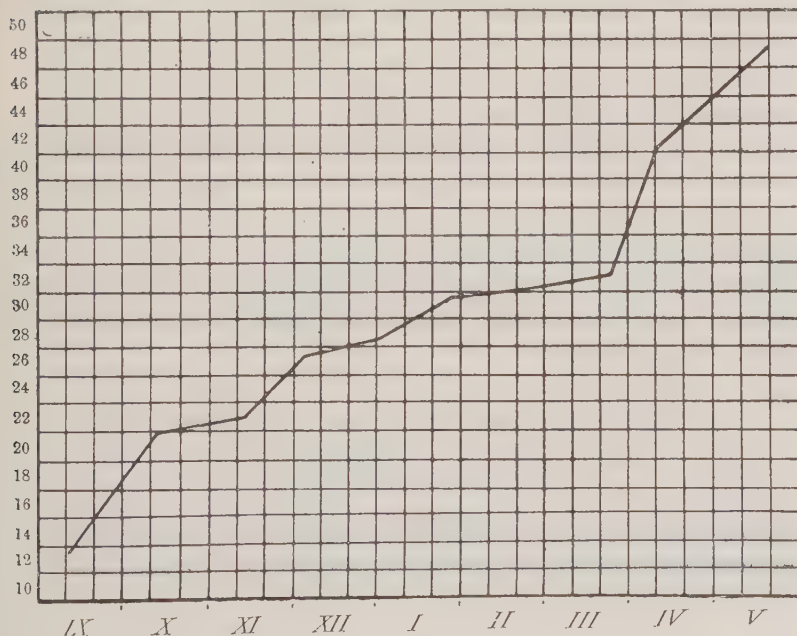
Le tableau suivant condense ces diverses mensurations; les dimensions y sont données en millimètres et fractions de millimètre; la longueur totale est mesurée du bout du museau au bout de la queue; la longueur du tronc du bout du museau au bord antérieur de la fente cloacale; la longueur de la queue du bord antérieur de la fente cloacale à l'extrémité de la rame caudale; la longueur de la tête du bout du museau à la racine de la houppe branchiale supérieur, la longueur des membres de leur base à l'extrémité du doigt le plus long.

Mensurations des larves.

N ^{os}	DATES	LONGUEUR TOTALE	LONGUEUR DU TRONC	LONGUEUR DE LA TÊTE	LONGUEUR DE LA QUEUE	LONGUEUR DU MEMBRE ANTÉRIEUR	LONGUEUR DU MEMBRE POSTÉRIEUR
1	10 Sept.	13,5	7,9	2,75	5,6	2	0,7
2	» »	15,5	9,5	3,5	6	2,1	1,1
3	» »	18	10,5	4	7,5	2,6	1,3
4	13 Oct.	22	12	5	10	4,8	3,2
5	12 Nov.	21	12	5	9	4,5	4
6	» »	23	13	5	10	4,8	4,5
7	18 »	24	13,5	5	10,5	5,3	4,2
8	4 Déc.	27,5	15,5	5,5	12	5,5	4,6
9	30 Déc.	28,4	15,4	5,7	13	5	4,5
10	26 Janv.	31,5	16	5,5	15,5	6,3	5,2
11	23 Fév.	32	17	7	15	6,5	5,5
12	24 Mars	33	18	7	15	6,5	5,5
13	10 Avril	42	22	7,8	20	6,8	6
14	20 Mai.	49	25	8,5	24	9	8,5
15	27 Mai.	48,5	24,5	8	24	8,5	8
16	» »	48,5	25,5	9	23	8,5	8

Il est facile, à l'aide des données du tableau précédent, de construire un graphique permettant d'embrasser d'un coup d'œil la marche générale du développement larvaire.

Graphique de croissance des larves.



L'examen de ce graphique montre que l'accroissement de taille ne se fait pas de façon régulière; bien que les larves aient été maintenues à température sensiblement égale et qu'elles aient toujours eu à leur disposition une nourriture abondante, on remarque dans leur évolution deux périodes de croissance rapide, séparées par un intervalle de temps assez long pendant lequel elles ne varient que fort peu de taille.

La première période d'accroissement rapide va du jour de la capture (10 septembre) au début de décembre; les larves croissent de 14 mm. en 85 jours.

Du 4 décembre au 24 mars, soit pendant une période de 110 jours, la taille des larves ne s'augmente que de 5,5 mm.

La deuxième période d'accroissement rapide va du 24 mars au 20 mai, date de la métamorphose dans mes élevages : pendant ce laps de temps de 67 jours, la taille des larves s'est accrue de 16 mm.

On remarque que les mois durant lesquels le développement reste presque stationnaire sont les mois d'hiver. A cette époque, le lac d'Oncet est entièrement recouvert par la glace et la neige; dans les conditions normales, les larves d'Euproctes doivent donc se trouver dans un milieu où la vie animale reste presque entièrement suspendue pendant plusieurs mois.

Placées dans des conditions toutes différentes, sans variations importantes de température et sans diminution de la quantité de nourriture, ces larves marquent, néanmoins, un temps d'arrêt dans leur développement durant la période hivernale.

La marche du développement n'est donc pas entièrement déterminée par les conditions actuelles où se trouvent placées les larves, elle reste soumise, dans une certaine mesure, à une sorte de « rythme héréditaire ».

Toutefois, les conditions artificielles de la vie en captivité ont agi, elles aussi, sur la marche du développement; les observations faites dans la nature montreront plus tard qu'elles ont hâté la métamorphose.

3. Description des larves aux divers âges.

a) *Larves très jeunes.*

Les larves prises et fixées le 10 septembre au lac d'Oncet, différaient légèrement les unes des autres; il est possible d'y

reconnaître trois stades correspondant vraisemblablement à des dates d'éclosion un peu différentes.

Au stade I, le membre antérieur est tridactyle; le membre postérieur est indiqué par un court moignon, sans doigts, arrondi à son extrémité, ou très légèrement échancré. Au stade II, le membre antérieur est encore tridactyle, mais un quatrième doigt commence à s'indiquer sous la forme d'un très petit bourgeon; le membre postérieur reste court mais son extrémité est nettement bifurquée. Au stade III le membre antérieur est à quatre doigts, le membre postérieur est tridactyle.

Stade I (Fig. 40, 41), longueur totale 13,5 mm. — Ce stade correspond au n° 1 du tableau précédent; il est très vraisemblablement celui de la larve immédiatement après l'éclosion.

La tête est massive, volumineuse, sa longueur est contenue environ cinq fois dans la longueur totale; sa face supérieure est convexe entre les yeux et dans toute sa région médiane, latéralement elle présente une région aplatie bordée sur les côtés par un pli allant du bord postérieur de l'œil à la base des branchies.

Le museau est très obtus, arrondi; les narines, placées sur sa face inféro-latérale, ne sont pas visibles d'en haut, elles sont rapprochées du bord labial supérieur.

Les branchies sont courtes, la plus longue mesure 0,8 mm., elles consistent en trois houppes paraissant formées chacune de trois digitations, dont la supérieure, aplatie, est la plus longue.

Mensuration de la tête :

Longueur	2,75 mm.
Largeur en arrière des yeux.....	2 mm.
Diamètre antéro-postérieur de l'œil.....	0,6 mm.
Espace interoculaire.....	1 mm.
Distance du bout du museau à l'œil.....	1 mm.
Distance du bord postérieur de l'œil à la base des branchies.....	1,25 mm.

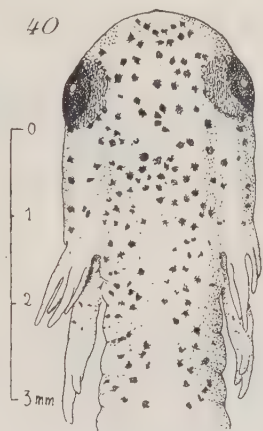


FIG. 40. — *Euproctus asper*.
Larve au stade I. Portion
antérieure du corps.

Le tronc est arrondi ventralement, un peu comprimé dorsalement, surtout dans sa région post-céphalique; sa hauteur maxima est de 1,8 mm., il présente 13 sillons latéraux.

Le membre antérieur est court, trapu, terminé par trois doigts épais et obtus, dont le médian est le plus long.

Le membre postérieur n'est encore qu'un moignon de moins de 1 mm., son extrémité est nettement aplatie et très légèrement échancrée.

La fente cloacale est placée au niveau de la partie distale du membre postérieur.

La queue est un peu moins longue que le reste du corps; elle est bordée par un repli tégumentaire assez élevé qui se prolonge dorsalement vers l'avant jusqu'à la moitié environ du tronc; le



FIG. 41. — *Euproctus asper*. Larve au stade I.

bord dorsal et le bord ventral du repli caudal restent sensiblement parallèles jusqu'au tiers postérieur de la queue, puis convergent et se réunissent à son extrémité en formant un angle obtus mais net.

La couleur foncière est d'un blanc à peine jaunâtre; chez quelques larves, la face ventrale présente une teinte vaguement rougeâtre. De nombreux chromatophores sont épars, sans ordre, sur les faces supérieure et latérales du corps, ils sont un peu plus grands et plus rapprochés sur la région occipitale, ils sont absents sur la face ventrale, quelques-uns, peu nombreux, s'observent sur le repli natatoire caudal. La face externe des membres ne présente que quelques très petits chromatophores.

Stades II et III, longueur 15,5 mm. et 18 mm. — Les larves, à ces stades, ne diffèrent guère des larves du stade I que par leur taille plus grande et surtout par l'élongation du membre postérieur et l'apparition des orteils; l'aspect général et les proportions restent sensiblement les mêmes.

La tête, chez quelques larves, est un peu moins convexe entre

les yeux qu'au stade I; latéralement, elle présente une gouttière peu profonde, allant de l'œil à la base des branchies.

Les branchies, mieux développées, laissent nettement distinguer trois groupes de filaments branchiaux; chaque groupe paraît composé d'un lobe supérieur aplati, presque foliacé, suivi de trois ou quatre digitations réunies par leur base; la forme des branchies s'éloigne notablement de celle que l'on observe chez les larves des Tritons vrais; j'aurai à revenir, plus loin, sur cette différence et je préciserai à ce moment la constitution de l'appareil branchial.

La coloration est plus sombre qu'au stade I, cette différence est due à l'augmentation du nombre des chromatophores qui, chez certaines larves, se rapprochent et se groupent de façon à laisser entre eux des espaces arrondis ou vaguement polygonaux; ces espaces, sans pigment, forment autant de taches claires assez régulièrement distribuées sur les côtés de la ligne médiodorsale. On remarque, en outre, de part et d'autre de cette ligne, des granules blanchâtres qui sont autant de glandes cutanées, d'apparition précoce, que l'on aperçoit par transparence au travers des téguments, une seconde rangée glandulaire s'observe sur les flancs allant de la base du membre antérieur à celle du membre postérieur.

Au cours du premier mois de la vie larvaire, l'aspect général des larves se modifie peu; les membres s'allongent et acquièrent le nombre définitif de doigts et d'orteils qui, d'abord obtus, deviennent nettement aigus à leur extrémité; les branchies changent de forme: leur base s'allonge, tandis que leur lobe supérieur reste court, le nombre des digitations branchiales augmente.

Au cours du deuxième mois, on note les modifications suivantes: la tête change de forme par suite de l'aplatissement de l'espace inter-orbitaire, un canthus rostral s'indique, allant de l'œil au bout du museau, au-dessus de la narine; l'extrémité des doigts et des orteils se recourbe et prend une teinte brunâtre.

La coloration, chez plusieurs larves, est devenue grisâtre, les chromatophores se groupent en macules rapprochées, quelques-uns apparaissent à la partie inférieure des flancs, au voisinage de l'abdomen. Pendant ce temps, les branchies restent courtes et ne présentent pas de modifications notables.

Au cours du troisième mois, la forme et les proportions des larves se sont sensiblement modifiées : la face supérieure de la tête s'est encore aplatie, l'espace inter-orbitaire est devenu proportionnellement plus large, le canthus rostral est bien distinct, l'espace entre l'œil et la branchie supérieure est devenu plus grand, l'allongement de la tête paraissant avoir intéressé surtout sa région postérieure. Le repli caudal se prolonge moins loin en avant sur le dos. L'extrémité des doigts et des orteils s'est transformée en véritable griffette cornée.

La coloration est devenue franchement grisâtre, avec quelques taches pâles plus ou moins distinctes.

Les branchies se modifient peu et restent sous forme de courtes houpettes.

La description détaillée d'une larve fixée le 30 décembre 1913 montrera, par comparaison avec le stade I, les transformations intervenues pendant les quatre premiers mois de la vie larvaire, c'est-à-dire pendant la première période de croissance rapide.

b) *Larve âgée d'environ quatre mois* (Fig. 42-43).

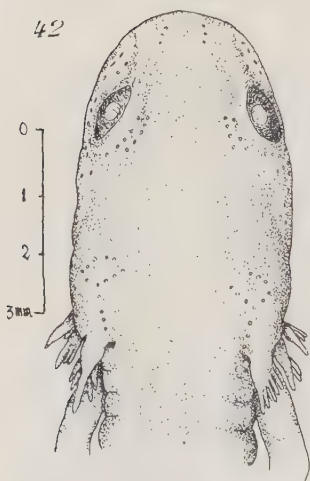


FIG. 42. — *Euproctus asper*.
Larve de quatre mois environ. Portion antérieure du corps.

Longueur totale 28,4 mm.

La tête est plate et allongée, sa longueur est contenue environ cinq fois dans la longueur totale.

Le museau est très arrondi en avant, court; la distance du bout du museau à l'œil égale une fois et demi environ le diamètre de ce dernier; le dessus du museau est plat, bordé de chaque côté par un canthus rostral distinct partant de l'œil pour aboutir au-dessus de la narine, cette dernière n'est pas visible par en haut.

L'œil est proportionnellement plus petit que dans les stades plus jeunes, son plus grand diamètre est contenu un peu plus de cinq fois et demi dans la longueur de la tête; l'espace inter-oculaire, aplati, est égal à deux fois le diamètre de l'œil.

La face supérieure de la tête est à peine convexe dans sa région médiane et aplatie latéralement, les bords latéraux sont presque parallèles.

Les branchies restent relativement courtes, la branchie supérieure, la plus longue, n'atteint pas tout à fait le coude. Le nombre des digitations branchiales s'est accru, il est de 16 pour la branchie supérieure, de 15 pour la branchie moyenne, de 8 pour la branchie inférieure.

Mensuration de la tête :

Longueur	5,7 mm.
Largeur en arrière des yeux.....	3,5 mm.
Diamètre antéro-postérieur de l'œil.....	1 mm.
Espace inter-oculaire.....	2 mm.
Distance du bout du museau à l'œil.....	1,6 mm.
Distance de l'œil à la base des branchies....	3,5 mm.

Le tronc atteint une hauteur maxima de 3,5 mm., les sillons latéraux sont plus prononcés que dans les stades jeunes.

Les membres sont trapus et robustes, les doigts et les orteils sont gros, nettement acuminés à leur extrémité qui est cornée, brunâtre et recourbée du côté interne. Aux pattes antérieures, le second et le troisième doigts sont égaux; aux pattes postérieures le troisième orteil est le plus long, le deuxième un peu plus court que le quatrième.



FIG. 43. — *Euproctus asper*. Larve de quatre mois environ (la pigmentation n'a pas été figurée).

La queue mesure 13 mm. de longueur; le repli caudal est bien développé, il se prolonge en avant, sur le dos, jusqu'au tiers postérieur du tronc, alors que dans les stades jeunes il atteignait la moitié; les bords dorsal et ventral du repli caudal restent parallèles jusqu'au quart postérieur environ, puis convergent vers l'extrémité où ils se réunissent en angle obtus; l'ensemble forme une robuste rame caudale dont la plus grande hauteur mesure 3,3 mm,

La coloration est assez foncée dans son ensemble, les chromatophores, très nombreux et très rapprochés, forment des macules qui donnent un aspect marbré à toute la région dorso-latérale du corps; le repli caudal ne porte que quelques taches, les membres sont fortement tachés de gris-noir; la face ventrale, restée immaculée pendant les trois premiers mois, se parsème de petits groupes de chromatophores qui restent d'ailleurs très espacés.

Durant les cinquième, sixième et septième mois, c'est-à-dire pendant la saison hivernale, les larves passent par une période de croissance ralentie, au cours de laquelle les modifications morphologiques sont peu marquées. Cependant, il importe de noter que l'extrémité caudale, terminée jusqu'à la fin du quatrième mois en angle obtus, s'arrondit peu à peu. Dès la fin du sixième mois, chez toutes les larves, la queue est nettement arrondie à son extrémité et ne présente plus l'angle terminal des stades précédents.

A partir de la fin du septième mois, la taille des larves s'accroît rapidement et cette croissance s'accompagne de notables modifications morphologiques que la description d'une larve fixée le 10 avril 1914 mettra en évidence.

c) Large âgée d'un peu plus de sept mois (Fig. 44, 45).

Longueur totale, 42 mm.

La tête, toujours très plate, mesure un peu plus du cinquième de la longueur totale, le museau est très obtusément arrondi, la distance du bout du museau à l'œil égale une fois et demi le diamètre de ce dernier.

L'œil est proportionnellement plus petit que chez la larve de quatre mois, son diamètre est contenu un peu plus de six fois dans la longueur de la tête, l'espace inter-oculaire, très plat, mesure deux fois et demi le diamètre de l'œil.

La forme générale de la tête, comparée à celle de la larve du 30 décembre, en diffère par son plus grand élargissement vers l'arrière, sa plus grande largeur se trouvant immédiatement en avant de la base des branchies; en conséquence, ses bords latéraux, au lieu de rester sensiblement parallèles, convergent vers l'avant.

Les branchies sont plus longues, les digitations branchiales ont changé de forme, de cylindriques qu'elles étaient, elles se sont aplaties et sont devenu lanielleuses; leur nombre s'est encore accru, on en compte 19 à la branchie supérieure, 17 à la branchie moyenne et 14 à la branchie inférieure.

• Mensuration de la tête :

Longueur	7,8 mm.
Largeur en arrière des yeux.....	4,5 mm.
Largeur en avant des branchies.....	5,5 mm.
Diamètre antéro-postérieur de l'œil.....	1,2 mm.
Espace inter-oculaire.....	3 mm.
Distance du bout du museau à l'œil.....	1,8 mm.
Distance de l'œil à la base des branchies....	4,5 mm.

Le tronc atteint une hauteur maxima de 5 mm.; la rame caudale est arrondie à l'extrémité, elle est proportionnellement plus développée que dans les stades précédents, sa plus grande hauteur est de 5,5 mm. dépassant la plus grande hauteur du tronc, alors qu'en décembre, elle ne l'atteignait pas tout à fait.

La coloration est assez sombre, des macules noirâtres couvrent presque toute la surface du corps dans ses parties supérieures et latérales, ces macules laissent entre elles, de chaque côté de la ligne médio-dorsale, quelques espaces plus clairs disposés longitudinalement.

Durant le huitième mois et pendant la première moitié du neuvième, l'aspect général des larves change peu malgré un rapide accroissement de taille. Dans le cours de la deuxième quinzaine du neuvième mois (mai), les larves atteignent leurs dimensions maxima, 47 à 49 mm., les téguments, restés jusqu'alors très lisses, commencent à présenter de légers plis entre les sillons des flancs.

La métamorphose débute quelques jours après : les branchies régressent, leur raccourcissement débute par leur branche supérieure. Le repli caudal diminue de hauteur; en même temps, les plis des téguments augmentent en nombre et en profondeur; les doigts deviennent plus obtus, leur griffette cornée perd sa pointe et se transforme en un simple capuchon brunâtre coiffant l'extrémité des doigts.

Peu de jours avant la fin du neuvième mois (27 mai), certaines larves ne présentent plus que des branchies très réduites,

dépassant à peine la racine du membre antérieur; la queue a presque entièrement perdu son repli natatoire et commence à prendre la forme qu'elle affecte chez l'adulte.

d) *Larve âgée d'environ neuf mois [en cours de métamorphose]*
(Fig. 46, 47).

Longueur totale, 48,5 mm.

La longueur de la tête est contenue un peu plus de six fois dans la longueur totale; le museau est tronqué carrément en avant, au lieu d'être arrondi comme dans les stades précédents, la distance du bout du museau à l'œil mesure environ une fois et demi le diamètre de ce dernier; le plus grand diamètre de l'œil est contenu un peu plus de cinq fois et demi dans la longueur de la tête, l'œil est donc proportionnellement plus grand que chez la larve âgée de sept mois; l'apparition des paupières permet de distinguer un espace inter-orbitaire plus petit que l'espace inter-oculaire, ce dernier mesure un peu plus de deux fois et demi le diamètre de l'œil.

La forme générale de la tête, comparée à celle du stade précédent, s'en distingue par la troncature du bout du museau, par la présence de paupières bien distinctes et, enfin, par une largeur proportionnellement plus faible de sa région postérieure en avant des branchies, la réduction de largeur de cette région paraissant être en relation avec la régression de l'appareil branchial.

Les branchies se sont fortement raccourcies, la branchie supérieure atteignant seulement la racine du membre antérieur.

Mensuration de la tête :

Longueur	8 mm.
Largeur en arrière des yeux.....	4,8 mm.
Largeur en avant des branchies.....	5,1 mm.
Diamètre antéro-postérieur de l'œil.....	1,4 mm.
Espace inter-oculaire.....	3,8 mm.
Espace inter-orbitaire.....	1,7 mm.
Distance du bout du museau à l'œil.....	2 mm.
Distance de l'œil à la base des branchies....	4,5 mm.

Le tronc atteint une hauteur maxima de 4,5 mm., il est donc relativement moins haut que chez la larve de sept mois; le dos s'est légèrement aplati, il offre un sillon marqué, à la place qu'occupait le prolongement du repli caudal, maintenant dis-

paru; la queue, en perdant son repli natatoire, est devenue moins haute que le tronc, sa hauteur maxima est de 3,2 mm.

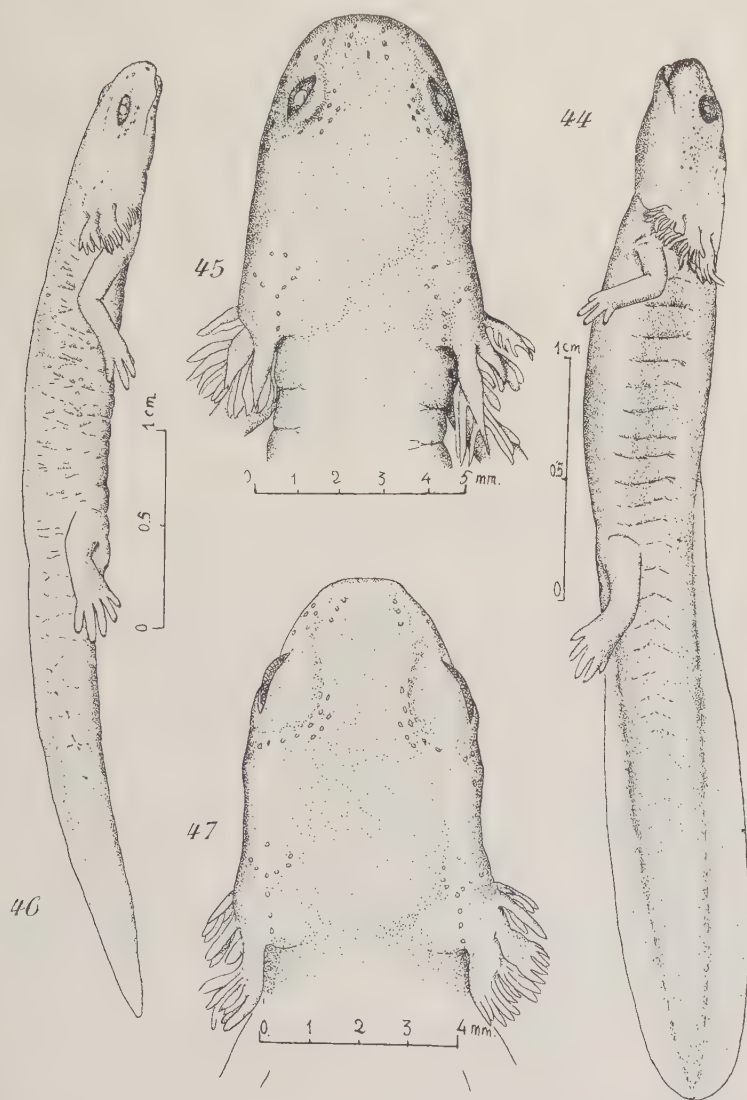


FIG. 44 à 47. — *Euproctus asper*, larves. — 44. Larve de sept mois environ. — 45. (*Idem*), tête, face supérieure. — 46. Larve de neuf mois environ (en cours de métamorphose). — 47. (*Idem*), tête, face supérieure.

Les téguments ont entièrement changé d'aspect, ils se sont ridés, en particulier sur les flancs; ils sont, en outre, couverts

d'un semis de petites pustules, peu saillantes, ébauches parfaitement reconnaissables des grands tubercules cutanés de l'adulte.

La coloration s'est également modifiée : la teinte générale des faces dorsale et latérales est brun-noirâtre; sur ce fond, la tête présente un pointillé de très petites taches claires, le dos porte une ligne longitudinale blanchâtre qui se prolonge en avant sur la nuque, de part et d'autre de cette ligne s'observent quelques taches claires, peu distinctes; l'abdomen est blanc-jaunâtre, avec un petit nombre de macules sombres; les faces supérieure et externe des membres sont noirâtres, leurs faces inférieure et interne sont claires.

La métamorphose se termine en quelques jours; dès le début du dixième mois (juin) aucune des larves ne présente plus de traces de branchies; le développement larvaire est terminé et les petits Euproctes sont passés de l'état de larve à celui de jeunes.

III. Caractères distinctifs des larves.

La distinction des larves des diverses espèces de Tritons a été rendue facile par les travaux de BEDRIAGA (1891, 1, 2) qui en a condensé les résultats dans d'excellents tableaux de déterminations, repris plus tard, sans grandes modifications, par BOULENGER (1910, p. 110). Mais, comme le fait remarquer ce dernier (p. 105), ces tableaux ne s'appliquent qu'à des larves bien développées, prises avant le début de la métamorphose, mais déjà assez âgées; c'est à de telles larves que se rapportent surtout les descriptions de BEDRIAGA.

L'examen attentif des larves d'*Euproctus asper*, au cours de leur développement, m'a montré l'existence de caractères qui permettent de les séparer, même aux stades les plus jeunes, des larves des Tritons vrais.

1. Forme et proportions des membres.

Ces caractères différentiels sont tirés de la forme des membres et de la structure des branchies.

Chez les Tritons vrais, les larves très jeunes sont remarquables par l'extrême gracilité de leurs membres, dont les doigts et les orteils sont très allongés et, chez quelques espèces, presque filiformes. Ces caractères sont parfaitement nets dans la figure de

larve de *Triton cristatus* donnée par BOULENGER (1910, fig. 31, n° 8). Les desseins de GASCO (1880, Tav. IV, fig. 47-48) montrent qu'il en est de même chez *T. alpestris*; j'ai constaté que ces mêmes caractères se retrouvent, un peu moins prononcés, chez *T. marmoratus* et *T. palmatus*.

Chez *E. asper*, les membres sont toujours trapus et courts; même aux stades les plus jeunes, les doigts et les orteils ne sont jamais grêles et déliés. En comparant les figures 47 et 48 de GASCO et les miennes, il est facile d'apprécier la très grande différence de forme qui sépare, sur ce point, les larves de ces deux types; cette comparaison est d'autant plus démonstrative que la figure 47 de l'auteur italien et ma figure 41 se rapportent toutes deux à des larves qui, à en juger par l'absence ou le peu de développement du membre postérieur, sont parvenues sensiblement au même stade de leur développement; dans ces figures, la différence de longueur des doigts est particulièrement prononcée.

En outre, je n'ai pas retrouvé, chez la Salamandre ni chez les espèces de Tritons que j'ai examinées, la petite griffette cornée qui termine les doigts et les orteils de la larve d'Euprocte et dont l'aspect rappelle, toutes proportions gardées, la curieuse disposition des doigts de l'*Onychodactylus japonicus*. Dans les espèces que je n'ai pu examiner moi-même, ni les figures des auteurs, ni les descriptions de BEDRIAGA ne signalent l'existence de pareille structure; même chez l'Euprocte pyrénéen, BEDRIAGA ne l'indique que d'une façon implicite; il note, page 155, que les doigts et les orteils sont nettement pointus et ce n'est qu'à la page suivante qu'il indique, comme un simple caractère de coloration, que l'extrémité des doigts est brun sombre; il est d'ailleurs possible que les larves décrites par cet auteur n'aient pas présenté ce caractère, car j'ai indiqué déjà que la griffette cornée perd sa pointe un peu avant la métamorphose.

Je ne puis établir de comparaison entre *E. asper* et *E. montanus* qu'en ce qui concerne des larves âgées, les quelques larves d'Euprocte corse que j'ai recueillies en avril 1922, provenaient des pontes de l'automne précédent et étaient donc à un stade avancé de leur développement; la forme et les dimensions de leurs membres sont très voisines de celles d'*E. asper*; les doigts et les orteils sont rembrunis à leur extrémité, mais ne portent pas de griffette cornée; néanmoins, il est possible que cette

dernière existe mais ait déjà disparu au moment où j'ai examiné les larves corses. BEDRIAGA (1891, p. 319) indique, lui aussi, que, chez *E. montanus* : « Die Gliedmassen sind stämmig und mittellang..... Hand und Fusz kurz und breit..... die kurzen Finger und Zehen sind ziemlich breit und etwas abgeplattet. »

En se basant sur les descriptions de BEDRIAGA, il semble que l'Euprocte sarde, par la forme et les proportions des membres de sa larve, est intermédiaire entre les espèces précédentes d'Euproctes et les autres Tritons; BEDRIAGA s'exprime, en effet, ainsi, au sujet des larves d'*E. Rusconi* : « Die Beine sind stämmig und mittellang..... die Hand ist kurz, der Fusz mittellang..... die Finger und Zehen, besonders letztere sind ziemlich lang. »

2. Structure des branchies.

Chez les Tritons vrais, les branchies sont formées, dès les stades les plus jeunes de la vie larvaire, par une tige, plus ou moins longue, ou corps de la branchie, portant une double rangée de filaments branchiaux dont le nombre croît rapidement avec l'âge; cette disposition est décrite en détail par CLEMENS (1894, p. 93); elle est désignée par lui sous le nom du type I (Pl. XI-XII, fig. 17) ⁽¹⁾. Elle est bien figurée chez le Triton alpestre par GASCO (1880, Tav. III et IV, fig. 44 à 51); je l'ai revue chez *T. marmoratus* et chez *T. palmatus*; CLEMENS déclare, d'ailleurs (p. 91), qu'il a étudié les branchies des diverses espèces de Tritons sans pouvoir y trouver de différences notables, cette structure des branchies peut donc être considérée comme constante chez les Tritons vrais.

L'Euprocte des Pyrénées, même et surtout aux stades jeunes de son développement, présente des branchies de forme tout autre.

Dans la description des larves aux divers stades, je me suis borné à indiquer les dimensions relatives des branchies et le nombre de leurs digitations, il est nécessaire de décrire plus en détail leur structure afin de pouvoir apprécier les différences très notables qui les séparent du type habituel des branchies des larves de Tritons vrais.

⁽¹⁾ Le type II de l'auteur allemand désigne les branchies de larves plus âgées, simple modification peu importante de forme, le type II se ramène aisément au type I.

Au stade le plus jeune (stade I), les branchies très courtes paraissent constituées chacune par trois digitations dont la supérieure, aplatie, est la plus longue.

A un stade ultérieur (stade III), les branchies, plus développées, laissent mieux voir leur constitution (Fig. 48).

Examinées par leur côté externe (A), elles apparaissent comme trois groupes de filaments; chacun d'eux comprend un lobe supé-

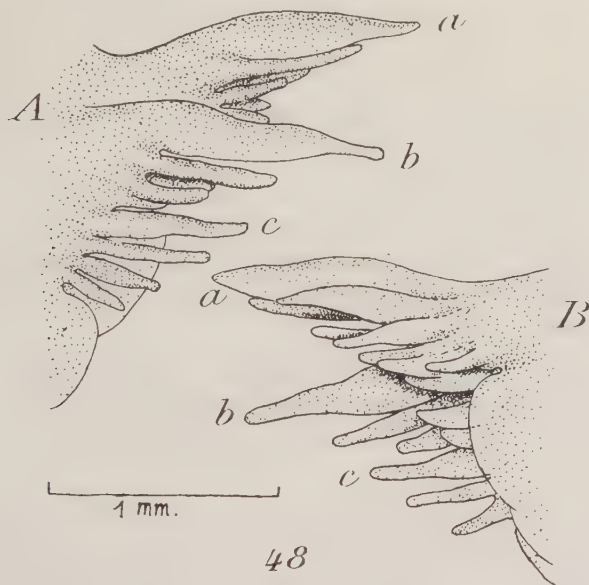


Fig. 48. — *Euproctus asper*. Branchies d'une jeune larve au stade III. — A. Face externe; B. face interne; a. lobe principal de la branchie supérieure; b. lobe principal de la branchie moyenne; c. lobe principal de la branchie inférieure.

rieur (a, b, c); aplati, presque foliacé, suivi de trois ou quatre digitations réunies par leur base.

Si l'on examine les branchies par leur face interne (B), après les avoir détachées du corps, on constate la présence d'un certain nombre d'autres digitations qui, masquées par les digitations externes, ne sont pas visibles sur les branchies restées en place.

En séparant les branchies les unes des autres on voit que la branchie supérieure présente un grand lobe principal (a), aplati et acuminé à son extrémité; sur le bord inféro-externe de ce lobe s'insèrent cinq prolongements à peu près cylindriques, du bord inféro-interne partent quatre digitations plus aplaties que les

précédentes, la plus grande d'entre elles appliquée contre le lobe principal a, en plus petit, la même forme que lui.

La branchie moyenne présente une disposition analogue, mais son côté externe ne porte que deux digitations et son côté interne quatre, insérées près de sa base.

La branchie inférieure est formée par un lobe principal (c) assez aplati, supérieur, et par trois digitations inférieures seulement, placées dans le même plan que le lobe principal et insérées à sa base.

Chez la larve âgée d'environ quatre mois, les branchies, restées courtes, possèdent un nombre de digitations supérieur à celui des larves plus jeunes.

À la branchie supérieure, le lobe principal s'est sensiblement allongé par sa base; vers la base du lobe principal et sur son bord inférieur, prennent naissance, du côté externe, neuf digitations presque cylindriques et du côté interne six à sept digitations aplaties et plus courtes.

La branchie moyenne ressemble à la précédente, sa face externe porte dix digitations assez longues et presque cylindriques, sa face interne n'en présente que cinq, plus courtes et aplaties.

La branchie inférieure, la plus courte, porte au-dessous du lobe principal, sept digitations légèrement aplaties, disposées sur un seul rang, et toutes visibles du côté externe; en examinant la face interne, on découvre, appliquée contre la base du lobe principal, une lamelle branchiale très courte qui représente le rang interne des autres branchies.

Pendant la période d'accroissement rapide qui commence vers la fin du septième mois, sous l'influence d'une activité physiologique intense, les branchies subissent des modifications notables : les digitations branchiales s'allongent et s'aplatissent en même temps, la surface branchiale s'augmente ainsi sensiblement en permettant des échanges respiratoires plus actifs.

Chez une larve âgée d'un peu plus de sept mois, les branchies se sont allongées, la plus grande atteignant 2,3 mm. de longueur, la base des lobes principaux est devenue plus forte, le nombre des digitations branchiales s'est accru, leur forme s'est nettement modifiée, elles se sont aplaties et de cylindriques qu'elles étaient, elles se sont, pour la plupart, transformées en lamelles

presque foliacées; cette modification est surtout marquée au côté interne des branchies.

A la branchie supérieure on compte onze lamelles sur la face externe, et huit sur la face interne; ces dernières, foliacées, sont plus courtes que celles de la face externe qui les masquent plus ou moins complètement sur la branchie restée en place.

La branchie moyenne porte dix lamelles sur sa face externe et sept sur sa face interne.

La branchie inférieure présente dix lamelles du côté externe et quatre du côté interne; ces dernières sont très courtes.

Sur les branchies moyennes et inférieures, les digitations les plus rapprochées de la base se sont moins aplaties que les autres et conservent à peu près l'aspect qu'elles avaient aux stades précédents.

Les branchies restent ainsi constituées jusqu'aux approches de la métamorphose; dans mes élevages, leur régression a débuté dans le courant de la deuxième quinzaine du neuvième mois; elle commence par la branchie supérieure, dont le lobe principal se raccourcit d'abord, la régression s'étend rapidement aux autres branchies et leur disparition est complète dès le début du dixième mois.

On peut résumer les caractères présentés par les branchies d'*E. asper* en disant que chaque branchie consiste essentiellement en un lobe principal, supérieur, aplati et presque foliacé dans sa moitié postérieure, se reliant par sa base à la partie postéro-latérale de la tête. Sur sa région basale seulement, ce lobe porte deux séries de digitations relativement courtes, placées l'une sur sa face interne, l'autre sur sa face externe. Ces digitations sont d'abord peu nombreuses et de forme cylindrique; dans le cours du développement, elles augmentent en nombre et certaines s'aplatissent au point de prendre la forme de lamelles foliacées.

En dépit de cette apparence très particulière, les branchies de l'Urodèle pyrénéen se peuvent facilement rapprocher du type de structure normal des autres larves de Triton.

La partie à laquelle je réserve le nom de lobe principal représente ce que CLEMENS désigne sous le terme de « corps » de la branchie; ce corps, au lieu d'être allongé et cylindrique, est court et aplati chez les larves d'Euprocte; au lieu de porter des appendices sur toute sa longueur, le lobe principal n'en porte

que dans sa portion proximale. La disposition des filaments branchiaux sur deux rangs de chaque côté du corps ou axe de la branchie se retrouve chez l'Euprocte, mais elle reste peu distincte car, en particulier dans les stades jeunes, les digitations branchiales insérées sur la face interne du lobe principal sont plus ou moins complètement masquées par les digitations de la face externe.

Cette structure des branchies constitue un caractère des plus importants, qui permet de reconnaître les larves d'*E. asper* dès les stades les plus jeunes de leur évolution.

Ce caractère, si nettement opposé à ceux que montrent les branchies chez les Tritons proprement dit, se retrouve-t-il chez les autres formes d'Euproctes ?

A ce sujet, je ne puis établir de comparaison personnelle qu'avec des larves d'Euprocte corse et seulement aux stades déjà avancés de leur développement.

Les larves d'Euprocte corse que j'ai examinées ont des branchies très courtes : la branchie supérieure, la plus longue, mesure 2 mm. chez une larve de 30 mm. de longueur totale; 2,5 mm. chez une larve de 31 mm.; 1,5 mm. chez une larve de 38 mm. Elles correspondent très exactement à la description qu'en donne BEDRIAGA (1891, p. 318, et 1897, p. 715) : « Jederseits befinden sich drei kurze dicke und dicht an einander gereimte, beinahe gleichlange Kiemenbüschel. Bei Individuen von 42 mm. Länge miszt die oberste Kieme nur 1 2/3. Die Kiemenstiele sind auffallend kurz, so dass die mittelstarken kiemenfäden direct ohne Vermittelung von Stielen angeheftet zu sein scheinen. » Cette disposition tient à ce que le lobe principal est plus réduit encore que chez *E. asper*, les digitations branchiales partant de sa portion proximale semblent fixées directement sur la base de la branchie ⁽¹⁾.

La structure des branchies est donc très voisine dans les deux espèces pyrénéenne et corse; chez cette dernière, toutefois, les digitations branchiales sont, aux stades que j'ai pu étudier sensiblement moins aplaties que dans la première et ne présentent pas le même aspect foliacé.

En ce qui concerne l'Euprocte sarde, les renseignements que

(1) On trouvera dans DEHAUT (1920, p. 66, fig. 13), un dessin qui, bien qu'à trop petite échelle, permet cependant de reconnaître cette disposition des branchies de la larve d'*E. montanus*.

donne BEDRIAGA, au sujet de ses branchies, sont trop peu explicites pour permettre d'établir une comparaison sur ce point particulier entre cette espèce et les deux autres.

La possession de branchies relativement plus courtes que celles des Tritons vrais constitue donc un caractère larvaire commun aux Euproctes corse et pyrénéen; il se pourrait que ce caractère morphologique soit une conséquence directe de l'habitat de ces deux espèces; CUENOT (1911, p. 59), en s'occupant du mécanisme de la régulation de l'hématose chez les animaux aquatiques signale, en effet, que chez des larves de Batraciens, les branchies externes, s'allongent ou régressent suivant qu'il y a peu ou beaucoup d'oxygène dans l'eau où elles vivent. On pouvait donc s'attendre à voir des espèces montagnardes, vivant dans des eaux froides, pures et rapides et, par conséquent, riches en oxygène, présenter des branchies normalement plus courtes que les espèces de plaine habitant des eaux stagnantes plus ou moins chargées de matières végétales et moins aérées. Une pareille modification morphologique, sous l'influence du milieu, est d'autant plus vraisemblable que les branchies sont des organes temporaires, siège de processus anaboliques et cataboliques, sur lesquelles les agents extérieurs paraissent agir de façon très marquée. Un exemple frappant de cette action est fourni par les expériences déjà anciennes et bien connues de M. V. CHAUVIN (1876) sur *Salamandra atra*; on sait que, dans cette espèce, le développement larvaire se fait dans l'utérus de la mère, les larves sont en relation avec les parois de l'utérus par de longues branchies « utérines » qui assurent les échanges entre l'embryon et l'organisme maternel. Extraites de l'utérus et transportées dans l'eau, ces larves peuvent vivre, mais les branchies utérines régressent et disparaissent, tandis que des branchies respiratoires apparaissent, en tout semblables à celles des larves de *Salamandra maculosa*.

Aussi, en présence d'une pareille plasticité de ces organes, il me paraît possible de considérer la brièveté des branchies des Euproctes comme une modification adaptative due à la vie rhéophile de ces animaux.

IV. Durée de la vie larvaire d'*Euproctus asper* dans les conditions naturelles de milieu.

L'exposé précédent tout entier est basé sur l'étude de larves élevées en captivité jusqu'à leur métamorphose; j'ai déjà fait allusion à l'influence probable des conditions anormales de la vie en captivité sur le développement de ces larves; il est indispensable, pour connaître de façon exacte le développement larvaire de l'espèce, de confronter les résultats de mes élevages avec des observations faites dans la nature.

1. Epoque de la métamorphose.

Une première remarque s'impose quand on considère les résultats des élevages avec l'intention de déterminer la marche et la durée de l'évolution larvaire.

En élevage, la métamorphose s'est produite vers la fin mai, lorsque les larves ont atteint 49 mm. environ de longueur.

Du jour où j'ai constaté cette transformation, j'ai estimé impossible de considérer cette date du mois de mai comme celle à laquelle se placerait la métamorphose dans les conditions normales de milieu. Il ne faut pas oublier, en effet, qu'à cette même époque, le lac d'Oncet est recouvert par une épaisse couche de glace et de neige. Les larves qui y vivent sont encore en période d'hibernation et dans des conditions qui rendent complètement invraisemblable leur métamorphose à ce moment.

Par ailleurs, certains renseignements donnés par BEDRIAGA (1895, p. 153) viennent encore renforcer mes présomptions à ce sujet.

Les descriptions de cet auteur, basées sur des larves prises, elles aussi, au lac d'Oncet, diffèrent néanmoins des nôtres sur un point important. Tandis que dans mes élevages les larves branchifères n'ont pas dépassé 49 mm. de longueur et se sont toutes transformées à cette taille, les larves décrites par BEDRIAGA mesurent 58 et même 62 mm. de long. Ces larves avaient été recueillies par l'auteur au mois d'août, c'est-à-dire près de trois mois après l'époque à laquelle la métamorphose avait eu lieu dans mes élevages.

Je n'ai recueilli, en montagne, qu'un petit nombre de larves en plus des très jeunes individus pris au lac d'Oncet.

Le 2 juillet 1920, je capture dans le torrent de la vallée du Lys, une larve de 42 mm. de longueur; sa pigmentation très sombre lui donne un peu l'aspect de certaines larves de *Salamandra maculosa*. Au moment de la capture, les branchies sont bien développées, sans indices de régression.

Transportée au laboratoire, cette larve commence sa métamorphose vers la fin de juillet, mais celle-ci ne s'effectue que très lentement, d'une façon beaucoup moins rapide que dans mes élevages de 1913-1914; le 25 août, la transformation n'est pas encore terminée.

A cette date, l'animal mesure 47 mm. de long; la rame caudale est très réduite, le repli dorsal ne se prolonge pas sur le tronc au delà du niveau des pattes postérieures; les branchies, encore bien visibles, mesurent environ 1 mm. de long.

Le 5 septembre, la métamorphose est terminée, l'animal mesure 50 mm. de long, les branchies ont complètement disparu et la coloration a pris des teintes tranchées : la face supérieure du corps est presque noire, avec des taches jaune-verdâtre bien délimitées, placées de part et d'autre de la ligne médio-dorsale.

Cette larve a quitté l'eau aussitôt après la métamorphose, pour séjourner dans les anfractuosités d'un bloc de tuf placé dans le bac.

La taille de cette larve, au 2 juillet 1920, indique, sans doute possible, qu'elle provenait d'une ponte de l'année précédente, sa transformation, le 5 septembre, doit s'être effectuée, à peu de chose près, au moment où elle aurait eu lieu dans la nature, sa vie en captivité ayant été très courte, l'influence des conditions artificielles de l'élevage ne se sont exercées que vers la fin de la vie larvaire, elles n'ont dû guère modifier la marche normale du développement.

Il n'en était pas de même pour les larves des élevages 1913-1914 qui se sont trouvées soumises, pendant presque toute leur vie larvaire, à des conditions d'existence très différentes de celles de leur milieu normal. En particulier, au lieu de subir un abaissement de température considérable, elles ont été maintenues à une température régulière et relativement élevée, variant entre $+ 10^{\circ}$ et $+ 15^{\circ}$.

L'influence de la température sur le développement des larves

de Batraciens a fait l'objet des observations et expériences d'un certain nombre d'auteurs, parmi lesquels on peut citer HIGGENBOTHAM (1850) et O. HERTWIG (1898), elles ont montré que l'abaissement de la température ralentit le développement larvaire, ce qui retarde d'autant le moment de la métamorphose.

Mes observations sur le Triton palmé, étudié à la fois dans la plaine sous-pyrénéenne et dans les Pyrénées, concordent avec les résultats des auteurs; j'ai constaté, en effet, que, dans les points les plus élevés où parvient cette espèce, le développement larvaire demande près d'un an pour s'effectuer; dans la plaine, où l'espèce fréquente des eaux souvent très chaudes, ce développement peut se faire dans un temps minimum d'environ quatre mois.

En montagne, cette augmentation de la durée de la vie larvaire chez le Triton palmé permet à la larve d'atteindre des dimensions bien supérieures à celles des Tritons de la plaine, par exemple des larves prises à Toulouse au moment de leur métamorphose mesurent 29 mm. de longueur, alors que des larves prises au lac d'Araing (1.880 m.) atteignaient, au même stade, 57 mm.

Ces faits permettent de regarder la durée de l'évolution larvaire dans mes élevages comme certainement plus courte que la durée normale, le développement ayant été accéléré par la température plus élevée que celle du milieu naturel. Cette accélération a eu pour effet de hâter le moment de la métamorphose qui s'est produite avant que les larves aient atteint la taille à laquelle elles parviennent normalement.

La durée du développement larvaire qui, dans nos élevages, a été de neuf mois, ne doit pas être inférieure à un an dans les conditions de milieu naturelles.

2. Habitat du jeune immature.

Que deviennent les jeunes après leur métamorphose ? Mènent-ils une vie aquatique jusqu'au moment de leur maturité sexuelle ou bien une période d'existence terrestre s'intercale-t-elle entre leur métamorphose et le passage à l'état adulte ? En d'autres termes, quel est l'habitat du jeune Euprocte immature ? Les auteurs restent muets à cet égard.

Le comportement d'autres espèces de Tritons ne permet pas de prévoir, par analogie, la réponse à donner à cette question.

Il est vrai que la plupart des jeunes Tritons quittent l'eau après la perte des branchies pour mener une existence terrestre plus ou moins longue. Mais l'étude comparée de l'éthologie du Triton palmé, en plaine et en montagne, m'a montré qu'il n'en était pas toujours ainsi.

En plaine, sous le climat toulousain, les larves de Triton palmé provenant des pontes du printemps, se transforment durant l'été de la même année; les jeunes abranchies quittent l'eau dans le courant du mois d'août et mènent une vie terrestre dont la durée n'est pas encore connue, mais qui se prolonge au moins pendant plusieurs mois.

En montagne, au contraire, dans certaines localités, au lac de Pradeilles (1.960 m.), par exemple, il n'en est plus de même. En raison du réchauffement tardif des eaux, la ponte a lieu beaucoup plus tard qu'en plaine et le développement larvaire n'a pas le temps de s'effectuer avant l'arrivée de l'hiver, l'état branchifère se prolonge donc beaucoup plus longtemps qu'en plaine; cette prolongation de la vie larvaire est telle que, au lac de Pradeille, la maturation des éléments sexuels commence avant que les larves aient perdu leurs branchies. Entre l'éclosion et la maturité sexuelle, il ne s'intercale aucune période de vie terrestre et l'on se trouve en présence de cas de néoténie, au moins partielle, couronnement d'une vie larvaire prolongée sous l'influence du climat montagnard.

De pareils faits ont été constatés depuis longtemps chez le Triton alpestre, dans des conditions d'habitat analogues par FILIPPO DE FILIPPI (1862) et DE BETTA (1864).

Trois faits d'observation démontrent qu'*E. asper* quitte l'eau pour la terre aussitôt après sa métamorphose et qu'il se comporte normalement ainsi, comme le font les Tritons en plaine.

En captivité, la larve prise le 2 juillet 1920 a abandonné l'eau le 5 septembre, aussitôt après la perte de ses branchies, pour se loger dans les anfractuosités d'un bloc de tuf; elle y est demeurée jusqu'à sa mort, en janvier 1921.

Dans la nature, on ne rencontre, dans les eaux, que des individus adultes et de grande taille.

Il est possible, quoique difficile, de découvrir les jeunes immatures à terre, à l'époque où les adultes mènent une vie aqua-

tique et sont en pleine période d'activité sexuelle. J'ai trouvé ainsi un jeune Euprocte, probablement femelle, sous une pierre profondément enfoncée, aux environs de la cabane supérieure de Caderolle, le 21 juillet 1921; il se trouvait à plusieurs centaines de mètres du torrent dans lequel, au même moment, je pouvais constater l'accouplement des adultes.

L'individu capturé dans ces conditions mesure 67 mm. de long; cette taille est intermédiaire entre celle des jeunes venant de se métamorphoser et celle des plus petits spécimens trouvés dans les eaux; sa couleur est noir olivâtre en dessus, avec une bande médio-dorsale jaune citron, le dessous est rougeâtre.

3. Prolongement anormal de la vie larvaire.

J'ai capturé au lac d'Oncet, une larve dont la taille remarquable laisse croire à la possibilité d'un prolongement exceptionnel de la vie larvaire. Cette larve a les dimensions suivantes :

Longueur totale,	78 mm.	Longueur de la queue	40 mm.
Longueur de la tête.	13,5 mm.	Membre antérieur. . . .	15,5 mm.
Longueur du tronc. . . .	38 mm.	Membre postérieur. . .	13 mm.

Mensuration de la tête :

Largeur en arrière des yeux.	8,5 mm.
Largeur en avant des branchies.	9,5 mm.
Diamètre antéro-postérieur de l'œil.	3 mm.
Espace inter-orbitaire.	3 mm.
Distance du bout du museau à l'œil.	4,3 mm.
Distance de l'œil à la base des branchies. . . .	7 mm.

La comparaison de ces chiffres avec ceux donnés plus haut et avec ceux de BEDRIAGA (1895, p. 154), pourtant supérieurs aux miens, montre que les dimensions de cette larve dépassent de beaucoup celles de tous les individus branchifères décrits. Elles dépassent même celles des jeunes immatures et abranches que j'ai eu entre les mains. Sa longueur n'est inférieure que d'une vingtaine de millimètres à celle des plus petits adultes.

Les caractères larvaires de cet individu sont nets, les branchies sont bien développées, la branchie supérieure, la plus longue, mesure 4 mm.; la queue, aplatie latéralement, est bordée d'un repli qui atteint 2 mm. de hauteur à son bord supérieur; ce repli se prolonge en avant jusqu'au niveau de l'insertion des

pattes postérieures, il est moins élevé sur le bord inférieur de la queue où il n'est distinct que sur les deux tiers postérieur de cet organe.

La ligne médio-dorsale du tronc est marquée d'un sillon qui prolonge vers l'avant le repli dorsal de la queue.

La coloration rappelle à la fois celle des larves et celle des adultes; en effet, la face dorsale du corps est fortement pigmentée, presque noire, mais sans taches jaunes, la couleur noire s'atténue vers les flancs qui sont plus clairs, l'abdomen est maculé de noir sur les côtés, tandis que sa région médiane est rouge, système de coloration fréquent chez les femelles adultes.

Les téguments sont ridés transversalement et légèrement chagrinés.

L'aspect général de l'animal est intermédiaire entre celui des larves et celui de l'adulte.

De semblables larves doivent être très rares, puisque, en dépit de leur taille qui les rend faciles à apercevoir, des recherches minutieuses dans des localités diverses et échelonnées sur plusieurs années ne m'ont procuré que cet unique spécimen. Il ne me paraît pas douteux que sa grande taille ne soit due à une prolongation de la vie larvaire sous l'influence d'un concours de circonstances que je tenterai de préciser un peu plus loin. En pareil cas, il n'est pas improbable que de telles larves puissent parvenir à maturité sexuelle sans avoir jamais quitté l'eau, ainsi que cela a lieu pour certains Tritons palmés des lacs de montagne.

V. Conclusions : détermination du cycle vital d'*Euproctus asper*.

En coordonnant les renseignements fournis par mes élevages, tels que je les ai exposé dans ce chapitre et dans celui qui le précède et les observations faites dans la nature, il est possible de combler les lacunes inévitables de ces dernières et ainsi d'établir, de façon assez précise, quel est le cycle vital d'*E. asper*.

Au moins en ce qui concerne les individus vivant dans des stations de haute altitude, telles que le lac d'Oncet, la ponte a lieu assez tard, en fin juillet, au plus tôt, et dans le courant d'août.

En raison du volume relativement considérable de l'œuf et de

la température peu élevée des eaux, le développement embryonnaire doit être assez lent et demander environ un mois pour s'effectuer.

L'éclosion se place donc en fin août ou même au début de septembre, ainsi que le démontre la capture, le 10 septembre, à Oncet, de larves écloses évidemment depuis fort peu de temps.

Dans ces conditions, deux mois seulement séparent l'éclosion de l'époque à laquelle commence la glaciation des eaux; à ce moment, malgré l'absence d'observations directes, il faut admettre que les jeunes larves gagnent les parties profondes des lacs, sous peine d'être prises par les glaces.

Pendant une période d'environ huit mois, elles vivent à très basse température et doivent s'accroître fort peu; nous avons constaté, d'ailleurs, qu'en élevage, les larves, par une sorte de rythme héréditaire, subissent un ralentissement du développement, coïncidant avec les mois d'hiver.

Juin ou juillet amènent, avec le dégel, une période de vie active et de croissance rapide qui se termine vers septembre par la métamorphose.

La vie larvaire dure donc environ un an.

Immédiatement après la métamorphose, avant l'arrivée de l'hiver, le jeune abranche quitte l'eau pour hiverner à terre.

Au retour de la belle saison, après ce premier hiver passé à terre, l'animal âgé de moins de deux ans n'a pas atteint sa maturité sexuelle; il ne retourne pas à l'eau et séjourne à terre pendant cet été et un second hiver. Tel était probablement le cas du jeune individu trouvé en juillet à Caderolle.

Au sortir de cette seconde période hivernale, l'animal se trouve âgé de près de trois ans ou, plus exactement, de deux ans et neuf mois; il est possible qu'il ait alors atteint l'état adulte et qu'à ce moment il retourne à l'eau pour s'y accoupler et se reproduire. C'est vraisemblablement le cas pour certains individus de petite taille et de coloration vive, chez lesquels se retrouvent encore bien marquées les taches dorsales jaunâtres si distinctes chez les jeunes.

Mais de semblables individus sont relativement peu nombreux dans les eaux et je crois pouvoir admettre que, dans la majorité des cas, la vie terrestre se prolonge durant encore tout un été et tout un hiver.

Ce ne serait donc qu'au bout de trois ans et neuf mois que l'animal atteindrait l'état adulte et la maturité sexuelle.

Sur ces quarante-cinq mois d'existence, douze se sont écoulés à l'état de larve dans les eaux des lacs, et les trente-trois autres à terre, à l'état de jeune immature.

On hésitera peut-être à admettre ces chiffres, estimant bien long ce laps de près de quatre années écoulé avant la maturité sexuelle; il faut ne pas perdre de vue que, de ces quarante-cinq mois, vingt-huit environ sont des mois d'hibernation, durant lesquels l'engourdissement traduit le ralentissement du métabolisme organique, il ne reste donc plus que dix-sept mois, pas même un an et demi de vie active, pendant laquelle doivent s'effectuer les transformations organiques conduisant l'animal à l'état adulte.

A partir du moment de la maturité sexuelle, quel que soit d'ailleurs l'âge auquel elle se produit, la vie des adultes s'écoule alternativement dans les eaux pendant la période estivale et à terre durant la période hivernale.

Tel apparaît le cycle vital normal d'*E. asper*.

Exceptionnellement, ce cycle peut se trouver profondément modifié par la prolongation de la vie à l'état larvaire, ainsi que le montre la capture, à Oncet, d'une larve de très grande taille, décrite plus haut. J'ai signalé cette prolongation de la vie larvaire chez le Triton palmé, dans les stations les plus élevées de son aire de répartition; des faits analogues ont été constatés chez beaucoup d'autres Batraciens. Chez *E. asper*, une pareille prolongation semble se produire très rarement; elle peut s'expliquer par une hypothèse qui me paraît des plus plausibles.

Les individus à vie larvaire prolongée proviendraient de pontes tardives; les larves écloses très peu de temps avant le gel des eaux verraient leur croissance presque immédiatement arrêtée par la période hivernale; l'arrivée de la belle saison suivante les trouverait donc à un stade de développement moins avancé que celui des larves écloses à l'époque normale, elles ne pourraient compléter leur évolution dans le courant de cet été, surprises avant leur métamorphose par l'arrivée du second hiver, elles resteraient dans les eaux et ne se métamorphoseraient qu'au cours de l'été suivant, à moins que, et la chose paraît possible, l'évolution de l'individu, aiguillée par les circonstances dans un sens différent du développement normal, ne se poursuive dans

les eaux jusqu'à la maturité sexuelle. Cette prolongation de la vie larvaire serait ainsi un acheminement vers la néoténie ou même y aboutirait.

Quant à la durée moyenne de la vie d'*E. asper*, elle reste inconnue.

Dans mes élevages, des adultes pris à Oncet, en septembre 1913, quelques-uns vivaient encore en août 1917, dans un état de décrépitude; leur âge minimum probable, à cette date, était d'environ sept ans. En mars 1923 des adultes nombreux, recueillis en 1920, vivent, sans donner de signe de décrépitude, et sur quatre-vingt individus environ je n'ai enregistré, durant ce laps de temps, que six décès. Mais de ces constatations il serait imprudent d'induire quoique ce soit au sujet de la longévité de l'espèce, la vie en captivité s'éloignant trop des conditions normales d'existence dans le milieu naturel.

CHAPITRE VI

LE COMPORTEMENT RESPIRATOIRE D'*EUPROCTUS ASPER*.

La vascularisation exceptionnelle des téguments d'*Euproctus asper*, décrite au chapitre III, suggère naturellement l'idée que, chez cette espèce, la respiration cutanée doit avoir une importance toute particulière.

J'ai été conduit par cette hypothèse à étudier le comportement respiratoire de cet Euprocte, c'est-à-dire l'ensemble des mouvements et manœuvres qu'il exécute pour assurer l'exercice de ses fonctions respiratoires.

Ce chapitre est donc à la fois la suite logique de l'étude des téguments faite au chapitre III et un complément du chapitre IV consacré à l'éthologie de l'espèce.

Un exposé historique constatera le désaccord qui persiste entre les auteurs au sujet de l'importance relative de la respiration pulmonaire et de la respiration cutanée des Batraciens, il permettra de mieux apprécier les résultats de mes propres recherches.

Je préciserai l'état des organes respiratoires de l'Euprocte, puis son comportement respiratoire sera étudié dans les conditions normales, pendant la vie aquatique et pendant la vie terrestre.

En modifiant expérimentalement les conditions normales, des modifications concomitantes du comportement se produiront qui seront de nature à fournir des indications sur l'importance relative du rôle joué par la peau, les poumons et d'autres organes dans l'ensemble des échanges respiratoires.

I. Historique.

Le rôle respiratoire de la peau des Batraciens est connu depuis les expériences de SPALLANZANI, rapportées par SENEBIER (1807). C'est le premier auteur qui ait observé la survie de Salamandres

aquatiques (Tritons) et de Grenouilles expérimentalement dépulmonées. La conclusion de l'auteur est très nette (p. 469) : « L'absorption du gaz oxygène par les Grenouilles paraît produite par l'organe cutané. »

Ces premières expériences furent répétées et confirmées par W. EDWARDS (1817, 1824).

DUMERIL et BIBRON (1841) observent une survie de plus de trois mois chez un Triton amputé de la portion antérieure de la tête dont le moignon de cicatrisation empêchait tout accès de l'air dans les poumons et dans la bouche.

Paul BERT (1868) répète les vieilles expériences de SPALLANZANI sur un Axolotl dépulmoné, après ablation des branchies; il constate que, vingt et jours après l'opération, l'animal, maintenu à une température de $+ 12^{\circ}$ à $+ 14^{\circ}$, paraît normal.

DISSARD (1893) admet que, chez les Grenouilles, la respiration pulmonaire est plus importante que la respiration cutanée; toutefois, cette dernière peut suffire seule à assurer une certaine durée de survie chez des animaux dépulmonés; cette survie est plus longue dans l'eau que dans l'air.

H. WILDER (1894, 1896) montre que plusieurs Urodèles américains sont normalement dépourvus de poumons (*Desmognathus*, *Plethodon*, *Spelerpes*). Cette remarquable découverte est confirmée par E. LÖNNBERG (1896, 1899) qui constate l'apneumie de toutes les espèces de Salamandrides de la sous-famille des *Plethodontinae*.

La découverte de l'apneumie provoque toute une série de recherches ayant pour but de déterminer quels sont les organes qui suppléent à l'absence des poumons; il était naturel, en raison des travaux précédents, de penser, tout d'abord, que la peau jouait un rôle essentiel dans la respiration des Urodèles apneumones.

Cependant MARCACCI (1894) regarde la respiration cutanée des Batraciens comme peu importante; il constate la persistance des mouvements respiratoires de l'appareil hyoïdien chez les Grenouilles dépulmonées; il montre que leur survie est très courte quand on entrave ces mouvements: il conclut à une respiration bucco-pharyngée qu'il considère comme plus importante que la respiration cutanée.

L. CAMERANO (1894) constate que le seul *Spelerpes* européen,

S. fuscus, est apneumone comme les *Spelerpes* américains étudiés par WILDER; il montre, en outre, que *Salamandrina perspicillata* n'a que des poumons vestigiaires et non fonctionnels. Ces animaux lui paraissent particulièrement favorables pour l'étude comparée de la respiration cutanée et bucco-pharyngée, car l'élimination de la fonction pulmonaire se trouve naturellement réalisée chez eux sans traumatisme expérimental. Il opère ses recherches tantôt à l'air libre, sur des animaux bâillonnés, tantôt sous l'eau avec des individus bâillonnés ou non; adoptant les vues de MARCACCI, il conclut : « Che nella *Salamandrina perspicillata* e nello *Spelerfuscus* la respirazione polmonare viene sostituita dalla respirazione bocco-faringea, risultando essere di nessun aiuto efficace la respirazione cutanea. »

CAMERANO (1896) étudie les poumons d'un certain nombre d'Urodèles; il compare leur longueur à la longueur totale du corps et à celle de la tête et du corps pris ensemble; il constate que leur état de développement, indiqué par ces rapports, varie considérablement suivant les espèces; chez certaines (*Triton marmoratus*, par exemple) la longueur des poumons est égale au tiers de la longueur totale, elle est égale ou supérieure à la moitié de la longueur du tronc et de la tête pris ensemble; chez d'autres, la longueur de ces organes peut se réduire au cinquième ou au dixième de la longueur totale, elle reste inférieure au tiers de la longueur de la tête et du tronc (*Triton asper*, *Chioglossa lusitanica*).

Dans ces derniers cas, CAMERANO admet (p. 376) : « Che presumibilmente nelle specie (ad es. : *Molge Hagenmülleri*, *aspera*, *Tylostriton verrucosus* ecc.) in cui i polmoni sono meno lunghi della quinta parte dell'intero animale, il fenomeni di regressione nello sviluppo di questo organo si deve ritenere come già inoltrato... In queste specie la respirazione bocco-faringea ha certamente assunto di già importanza notevole. »

Cet auteur attribue l'apneumie de certains Urodèles à leur vie terrestre qui, en supprimant la fonction hydrostatique des poumons, entraînerait leur réduction ou leur disparition complète; cette hypothèse est acceptée comme très probable par BOULENGER (1910, p. 33).

Les travaux de CAMERANO ont entraîné des recherches aux-

quelles j'ai déjà fait allusion, sur la vascularisation de certains épithéliums tels que l'épiderme et la muqueuse bucco-pharyngée.

MAURER (1897) signale la pénétration des capillaires dans l'épithélium de la muqueuse buccale de la Grenouille. Ce même auteur (1898) constate une vascularisation temporaire de l'épiderme de la Grenouille, au moment de la métamorphose.

BETHGE (1898) décrit, chez *Spelerpes fuscus*, apneumone, une vascularisation particulièrement riche et superficielle de la muqueuse bucco-pharyngée, mais il constate en même temps que, chez cette espèce, les capillaires cutanés ont un diamètre supérieur à ceux des Urodèles pulmonés auxquels il la compare (*Salamandra maculosa*, *Triton taeniatus*).

Miss A. I. BARROWS (1900) découvre, chez un autre apneumone, *Desmognathus fusca*, une vascularisation spéciale du pharynx et de l'œsophage.

L'existence de ces dispositions anatomiques a paru justifier l'importance que CAMERANO attribue à la respiration bucco-pharyngée, si bien que WILDER (1901) écrit : « *Desmognathus fusca* breathes mainly by means of a definitely localized portion of the anterior part of the alimentary canal, which may be known as the pharyngo-œsophageal lung. »

Cependant BETHGE (1898) lui-même critique les travaux et les conclusions de MARCACCI et de CAMERANO; se basant sur les dispositions anatomiques constatées chez *Spelerpes fuscus*, il regarde comme peu vraisemblable l'importance accordée par ces auteurs à la respiration bucco-pharyngée; en raison de la surface respective de la zone vascularisée du bucco-pharynx et de la peau (la première égalant environ le quart seulement de la seconde), il attribue à cette dernière le rôle le plus important dans les échanges respiratoires.

BRUNER (1901, p. 319) est également d'avis que l'importance de la respiration bucco-pharyngée « as estimated by MARCACCI and CAMERANO seems to have been over-estimated ».

E. GOGGIO (1903) reprend les expériences de CAMERANO sur *Spelerpes fuscus* et *Salamandrina perspicillata*; en observant ces animaux à une température un peu plus basse que celle des expériences de cet auteur, il constate des durées de survie bien plus longues; il conclut (p. 110) : « Che ad una temperatura non molto superiore ai $+ 10^{\circ}$ la respirazione cutanea

ha un'importanza ancora abbastanza notevole per il mantenimento in vita della Salamandrina e dello *Spelerpes fuscus*. »

WINTREBERT (1907), observant des Axolotls maintenus dans l'air humide, écrit (p. 14) : « Je crois... que le système cutané a, dans cette fonction (respiratoire) une part beaucoup plus large qu'on ne le pense généralement, plus grande même en la circonstance que celle des poumons. » Il conclut un peu plus loin que : « Soit dans l'air humide, soit dans l'eau, la respiration cutanée, chez les Axolotls, est suffisante à assurer l'hématose. »

LAPICQUE et PETETIN (1910), étudiant la respiration d'*Euproctus montanus*, dont DEHAUT (1909) venait de découvrir l'apnée, accordent à la peau le rôle respiratoire principal.

II. État des organes respiratoires.

Les organes qui peuvent concourir à assurer les échanges gazeux sont les poumons, la muqueuse de la cavité bucco-pharyngée et la peau; j'ai assez longuement exposé déjà la vascularisation de cette dernière pour ne pas avoir à y revenir ici.

1. Poumons.

Comme chez tous les Tritons, les poumons de l'Euprocte sont de simples sacs, à paroi interne lisse.

CAMERANO (1896), dans le travail que j'ai déjà cité, leur attribue une longueur égale aux 30/100 de la longueur du tronc et de la tête pris ensemble; ils mesureraient seulement 16/100 de la longueur totale du corps, aussi CAMERANO range-t-il *E. asper* parmi les Urodèles à poumons très réduits et en voie de régression.

J'ai disséqué de nombreux individus conservés dans l'eau formolée et j'ai retrouvé chez eux les rapports qu'indique CAMERANO entre la longueur des poumons et les diverses dimensions du corps, j'ai même rencontré quelques cas où les poumons ne mesuraient que les 15/100 de la longueur totale du corps.

Mais la dissection d'individus frais, examinés aussitôt après la mort m'a donné des chiffres sensiblement différents des pré-

cédents : les poumons mesuraient de 39/100 à 50/100 (*) de la longueur de la tête et du tronc pris ensemble, ils atteignaient de 21/100 à 26/100 de la longueur totale.

En dépit de ces différences, les comparaisons de CAMERANO gardent une valeur relative, car elles ont été toutes faites sur des animaux conservés dans les mêmes conditions; elles montrent qu'*E. asper* possède des poumons plus réduits que ceux de beaucoup d'Urodèles.

Le fait que l'on constate d'assez importantes variations individuelles de leur longueur pourrait être l'indice d'un commencement de régression de l'organe, ainsi que le présume CAMERANO; cependant, lorsqu'on examine les poumons au binoculaire, sur des animaux vivants anesthésiés, on constate qu'ils sont abondamment vascularisés et que la circulation sanguine y est active, aussi me semble-t-il impossible de ne pas considérer les poumons d'*E. asper* comme des organes fonctionnels quoique réduits.

2. Muqueuse de la cavité bucco-pharyngée.

J'ai examiné la muqueuse bucco-pharyngée, après injection, éclaircissement au xylol et montage au baume ainsi que par la méthode des coupes en série.

La vascularisation de la muqueuse est surtout abondante dans la cavité buccale, les capillaires y forment un réseau à mailles serrées délimitant des espaces polygonaux, les mailles du réseau capillaire sont le plus étroites dans la région palatine entre les rangées de dents vomériennes et sur les côtés dans les régions sous-orbitaires. Il n'existe pas de vascularisation spéciale au voisinage de la glotte; je n'ai pas retrouvé les culs-de-sac capillaires décrits par BETHGE chez *Spelerpes fuscus*; quant à l'œsophage, sa vascularisation n'offre rien de comparable à ce que décrit BARROWS chez *Desmognathus fusca*.

En examinant des séries de coupes on constate que les capillaires de la muqueuse buccale ont un diamètre moyen d'environ 30 μ . Ils contractent, avec l'épithélium de la muqueuse, des rapports analogues à ceux des capillaires cutanés avec l'épiderme; ils circulent à la limite entre la couche conjonctive sous-muqueuse et l'épithélium; par places, ils repoussent devant eux

(*) Le rapport 50/100 n'a été trouvé qu'une seule fois.

les cellules épithéliales basilaires et se rapprochent plus ou moins de la surface, cette disposition est particulièrement marquée sur les côtés de l'arrière bouche et dans le pharynx.

Au contraire, dans la paroi de la région antérieure de l'œsophage, les capillaires sont moins superficiels que dans le pharynx, ils restent entièrement logés dans la couche conjonctive sous-muqueuse.

III. Comportement respiratoire pendant la vie aquatique.

a. COMPORTEMENT NORMAL

Pendant sa vie aquatique, l'Euprocte exécute deux sortes de mouvements respiratoires.

En immersion, il abaisse et relève alternativement son plancher buccal suivant un rythme très régulier, à la cadence moyenne de vingt mouvements par minute.

A des intervalles de temps variable, l'animal gagne la surface et vient y déglutir une gorgée d'air.

Les mouvements rythmés du plancher buccal se décomposent en deux temps :

a) Abaissement graduel, entraînant la pénétration de l'eau par les narines dans la cavité bucco-pharyngée;

b) Relèvement brusque, chassant l'eau qui s'échappe par la bouche légèrement entrouverte.

Ces mouvements, en assurant un renouvellement régulier de l'eau, permettent à la respiration bucco-pharyngée de s'établir aux dépens des gaz dissous.

Les prises d'air en surface assurent, d'autre part, la ventilation pulmonaire et la respiration aux dépens de l'air atmosphérique.

Il est enfin très probable que la peau, en raison de sa vascularisation si spéciale, fonctionne dans l'eau comme une vaste branchie, sans que rien ne vienne trahir aux yeux l'existence de cette respiration cutanée.

Les prises d'air en surface s'exécutent rapidement; au moment où la tête émerge, l'animal expire l'air inspiré durant l'émersion précédente, puis il déglutit une nouvelle quantité d'air et s'enfonce aussitôt; la quantité d'air inspirée paraît supérieure à celle que peuvent contenir les poumons car, en quittant la surface, l'animal laisse échapper plusieurs bulles d'air.

Le nombre des prises d'air dans un temps donné, la durée des intervalles séparant deux prises d'air successives, nous serviront d'indices pour apprécier l'importance de la respiration pulmonaire.

1. Observations dans la nature.

Il est extrêmement difficile de réaliser des observations sur des animaux dans leur habitat naturel; effrayés par l'approche de l'observateur, ils se dérobent, le plus souvent, par la fuite; je rapporte, néanmoins, une observation que j'ai réussi à faire au lac d'Oncet.

23 juillet 1913. Température de l'eau + 10°. — Un individu est placé sous une pierre, très près du bord, à une profondeur de 4 à 5 cm. environ; de petites vagues font varier le niveau de 1 cm., l'eau est incessamment renouvelée.

Après neuf minutes d'observation, la première prise d'air a lieu à 14 h. 30; la seconde à 14 h. 39' 30"; la troisième à 14 h. 49' 30", et la quatrième à 14 h. 59; l'animal échappe ensuite à l'observation.

Les prises d'air se sont donc succédé très régulièrement, toutes les dix minutes environ.

2. Observations en captivité.

J'ai fait, en août 1913, une première série d'observations dans les conditions suivantes :

Les animaux sont isolés dans de grands cristallisoirs garnis de pierrailles, contenant de l'eau provenant de la canalisation de la ville, fortement brassée à sa sortie du robinet; l'eau n'est pas renouvelée au cours de l'observation; les animaux sont placés à une profondeur de 4 à 5 cm.

Le tableau suivant résume quelques-unes de ces observations :

DATE	TEMPÉRATURE	SEXE	DURÉE DES INTERVALLES SÉPARANT LES PRISES D'AIR	Durée moyenne des intervalles	Nombre des mouvements du plancher buccal
Août 1913	+ 15°	♂	5'. 14'. 2'. 5'. 1'. 8'. 2'. 4'. 2'. 1'. 4'. 10'.	4'50"	De 20 à 22 par minute
	+ 16°	♂	6'. 3'. 5'. 6'. 2'. 4'. 2'. 4'. 4'. 5'.....	4'6"	
	+ 20"	♂	3'. 7'. 6'. 6'. 14'30". 9'30". 3'30". 5'30". 4'.	6'35"	
	+ 21°	♂	2'30". 1'30". 12'. 1'40". 1'20". 3'. 4'. 2'. 1'. 2'. 0'5". 2'25". 0'30". 1'. 2'15". 4'45". 1'. 5'. 6'.....	2'48"	

Il y a lieu de remarquer l'irrégularité des intervalles séparant deux prises d'air; leur durée varie d'un individu à l'autre et d'une expérience à l'autre, sans que j'ai pu me rendre compte des causes de cette variabilité.

Toutefois, la durée moyenne des intervalles, en captivité, est plus courte que dans l'habitat normal; la cause de cette différence doit être recherchée dans la température de l'eau des cristallisoirs, plus élevée que celle du lac d'Oncet, et dans le manque de renouvellement de cette eau.

J'ai repris ces observations en juillet 1920, en me rapprochant davantage des conditions naturelles.

Une vingtaine d'Euproctes sont placés dans un bac à eau courante de la Station d'Hydrobiologie de l'Université.

Le bac mesure 95 cm. de long, 40 cm. de large; la profondeur d'eau est de 17 cm.

Un bloc de tuf, creusé de nombreuses cavités, est placé dans le bac, sa partie supérieure émerge de quelques centimètres.

La plupart des animaux stationnent accrochés au bloc de tuf ou enfoncés dans ses anfractuosités, dans une position telle que leur tête est à quelques centimètres seulement de la surface et qu'il leur suffit d'un simple mouvement de la partie antérieure du corps pour effectuer une prise d'air.

Les animaux placés au fond du bac cherchent à gagner la surface en grimpant sur le bloc de tuf, il est très rare qu'ils aient recours à la nage.

Le tableau suivant résume quelques observations faites sur des animaux ainsi placés.

DATE	TEMPÉRATURE	SEXE	DURÉE DES INTERVALLES SÉPARANT LES PRISES D'AIR	Durée moyenne des intervalles	Nombre des mouve- ments du plancher buccal
6 juillet 1920	+ 19°	?	8'. 1'30". 2'30". 4'. 3'. 3'30". 0'30". 7'. 0'15".	3'22"	?
»	»	?	5'. 3'30". 4'. 5'30". 5'. 3'. 5'.	4'25"	?
»	»	?	2'. 5'30". 1'. 7'30". 2'. 8'. 5'.	4'25"	?
18 juillet	+ 22°	♀	3'. 4'. 4'. 6'. 4'. 3'. 4'. 9'.	4'37"	20 - 21
»	»	♂	4'. 5'. 2'. 3'. 2'. 4'. 1'. 6'.	3'22"	?
»	»	♀	6'. 5'. 3'.	4'20"	22
»	»	♀	2'30". 0'30". 1'. 3'. 1'. 1'. 1'. 2'. 1'. 2'. 1'. 2'. 2'. 3'. 1'. 1'. 1'. 3'. 1'. 2'. 1'. 1'.	1'32"	?

Ces observations concordent avec celles d'août 1913, elles montrent que les Euproctes placés à petite profondeur, viennent fréquemment respirer en surface; les prises d'air se répètent à courts intervalles, environ toutes les quatre ou cinq minutes; dans ces conditions, la respiration pulmonaire est donc active et les poumons doivent jouer un rôle important dans l'ensemble des échanges respiratoires.

b. MODIFICATIONS DU RYTHME RESPIRATOIRE

Au cours des observations relatées ci-dessus, il m'a paru que les animaux exécutaient des prises d'air d'autant plus fréquentes qu'ils se trouvaient placés plus près de la surface.

D'autre part, j'avais déjà remarqué, au lac d'Oncet, que les animaux ne semblaient jamais remonter à la nage du fond vers la surface pour y venir respirer; j'ai déjà insisté sur ce fait en montrant que l'Euprocte est un mauvais nageur comparé aux Tritons vrais.

Ces deux constatations m'ont conduit à examiner quel est le comportement respiratoire de l'Euprocte, sous une profondeur d'eau plus considérable.

Les animaux ont été logés dans un bac de grande dimension; mesurant 1 m. 10 de long sur 0 m. 60 de large; hauteur d'eau, 50 cm.; des briques creuses sont placées au fond du bac pour servir d'abri; les animaux ne peuvent accéder à la surface qu'à la nage.

Première observation.

7 juillet 1920. Température de l'eau + 20°. — Un mâle est introduit dans le bac à 14 h. 34.

14 h. 45, 14 h. 50 et 14 h. 52 : L'animal tente vainement de grimper dans les angles du bac.

15 h. 4 : Il s'élève verticalement à la nage et effectue une première prise d'air.

15 h. 12 : Il cherche à grimper le long des parois.

15 h. 20 : Il s'élève à la nage de quelques centimètres au-dessus du fond, puis retombe (*).

(*) La comparaison des allures d'un Triton palmé, logé dans le même bac, avec celles de l'Euprocte, montre bien l'une des conséquences de la faible capacité des poumons de ce dernier : Lorsque le Triton palmé vient

- 15 h. 23 : Deuxième prise d'air exécutée comme la première.
15 h. 25 : Il nage en s'élevant de quelques centimètres et retombe.
15 h. 30 : Il nage presque horizontalement puis retombe.
15 h. 58 : Troisième prise.
(Interruption de 16 heures à 16 h. 45.)
16 h. 49 : Nouvelle prise d'air.
17 heures : Il arrive à la nage à peu de distance de la surface, mais retombe sans y parvenir.
17 h. 7 : Il atteint la surface, cherche à s'y maintenir, effectue plusieurs aspirations puis retombe.
17 h. 8 : Il tente de remonter.
17 h. 12 : Il parvient à la surface, puis redescend passivement, presque renversé.
17 h. 13 : Il remonte à la surface, cherche à s'y maintenir, mais retombe sur le côté; l'animal donne l'impression de s'épuiser.
17 h. 16 : Il esquisse une tentative de nage et retombe aussitôt.

L'animal est remis dans le petit bac, il vient immédiatement respirer à la surface, deux fois en deux minutes, puis il s'accroche à la rocaïlle, la tête entière hors de l'eau; enfin, il émerge bientôt complètement.

Cette première observation montre une modification profonde du rythme respiratoire, puisque de 14 h. 34 à 16 heures l'animal n'effectue que trois prises d'air à des intervalles de 30, 19 et 35 minutes; de 16 h. 45 à 17 h. 16, les prises d'air se font plus fréquentes, elles sont séparées par des intervalles de 18, 5 et 1 minutes; mais durant tout le temps de l'observation les allures de l'animal sont anormales, vers la fin de l'observation il semble lutter contre un commencement d'asphyxie et s'épuiser en vaines tentatives pour gagner la surface et s'y maintenir.

Deuxième observation.

Le même jour, dans le même bac, une femelle est introduite à 14 h. 45.

- 14 h. 50 : Elle s'élève verticalement en nageant avec aisance et effectue une première prise d'air.

d'effectuer une prise d'air en surface, l'air inspiré donne à son corps une densité presque égale à celle de l'eau, pour gagner le fond il doit exécuter des mouvements de nage, il plonge activement, la tête en bas, en faisant onduler sa queue, les pattes ramenées le long du corps, s'il interrompt ce mouvement, il flotte et ne descend que très lentement au fond; l'Euprocte, au contraire, après une inspiration en surface, n'exécute aucun mouvement et coule aussitôt passivement; ses poumons réduits n'ont qu'un rôle hydrostatique très faible, ce qui contribue à faire de lui un mauvais nageur.

- 14 h. 54 : Deuxième prise d'air.
 15 h. 12 : Troisième prise d'air.
 15 h. 20 : Quatrième prise d'air.
 15 h. 32 : Cinquième prise d'air; l'animal s'accroche dans un angle du bac et reste à demi émergé durant quelques secondes.
 15 h. 49 : Sixième prise d'air.
 (Interruption de 16 heures à 16 h. 45.)
 16 h. 45 : L'animal est immobile au fond du bac, le nombre de mouvements du plancher buccal est de 30 par minute.
 17 h. 15 : L'animal n'est pas remonté à la surface, son allure ne présente rien d'anormal, je le replace dans le petit bac.

Pendant toute la durée de l'observation, la femelle a paru beaucoup moins gênée que le mâle, sa nage est plus aisée, son allure plus normale. A l'inverse de ce que nous a montré le mâle, les prises d'air d'abord fréquentes s'espacent ensuite et dans la dernière demie-heure d'observation la femelle est demeurée en immersion sans chercher à gagner la surface.

Troisième observation.

8 juillet. Température de l'eau + 18°,5. — Les mêmes individus que la veille sont placés dans le grand bac, à 11 h. 25.

Les animaux restent au fond, sans remonter, de 11 h. 25 à 11 h. 55; l'observation interrompue reprend à 13 heures.

COMPORTEMENT DU MALE

- 13 h. 27 : Mouvements du plancher buccal, 30 par minute.
 13 h. 45 : Tentative de nage, l'animal parvenu à mi-hauteur retombe.
 13 h. 57 : Il cherche à grimper dans un angle.
 13 h. 58 : En nageant dans l'angle, il parvient à la surface.
 14 h. 30 : Mouvements du plancher buccal, 28 par minute.
 14 h. 36 : Il s'élève, à la nage, jusqu'à 7 ou 8 centimètres de la surface et retombe sans y parvenir.
 14 h. 58 : Deuxième prise d'air.
 14 h. 59 : Mouvements du plancher buccal, 20 par minute.
 15 h. 15 : Nage sur quelques centimètres et retombe.
 15 h. 47 : Troisième prise, l'animal fait des efforts pour se maintenir en surface.
 16 heures : Fin de l'observation; l'animal est laissé dans le bac.

COMPORTEMENT DE LA FEMELLE

- 13 h. 23 : Elle cherche à grimper dans un angle, puis s'élève à la nage, exécute une première prise, se cramponne à l'angle et y reste environ une minute à demi émergée.

13 h. 35 : Mouvements du plancher buccal : 20 par minute.

13 h. 46 : Dérangée par le mâle, elle part obliquement à la nage, parvient à la surface, deuxième prise.

15 h. 48 : Troisième prise.

(Entre 13 h. 46 et 15 h. 48, l'animal cherche à grimper à 13 h. 51, 13 h. 59, 14 h. 28, 14 h. 30, 15 h. 30, 15 h. 46.)

16 heures : Fin de l'observation, l'animal est laissé dans le bac.

9 juillet. Température + 18°,5. — L'observation des animaux placés dans le grand bac a été reprise à 13 heures et continuée sans aucune interruption jusqu'à 18 h. 50, elle a donc duré environ six heures.

Pendant ce laps de temps, le mâle n'est venu respirer en surface qu'une seule fois (14 h. 50), il a donc pu demeurer en immersion durant au moins quatre heures, les mouvements du plancher buccal, notés à plusieurs reprises, sont de 20 par minute.

L'animal fait de fréquentes tentatives pour grimper dans les angles, mais il n'esquisse que très rarement des mouvements de nage (18 h. 10, 18 h. 37); par contre, il soulève fréquemment l'avant corps en dressant verticalement la tête, comme s'il espérait rencontrer la surface; je note, à trois reprises, de larges baillements de l'animal; dans leur ensemble, les allures du mâle sont plus normales que la veille.

La femelle vient respirer plus fréquemment à la surface : elle effectue cinq prises d'air : 13 h. 52, 13 h. 58, 14 h. 12, 14 h. 15, 18 h. 32.

La première prise d'air a lieu après 52 minutes d'observation, les suivantes sont séparées par des intervalles de 6, 14, 3 minutes et 4 h. 17.

Les mouvements du plancher buccal sont de 18 à 20 par minute.

Les allures de la femelle sont plus calmes que celles du mâle, elle cherche moins fréquemment que lui, à grimper dans les angles; elle esquisse trois tentatives de nage sans arriver à la surface (16 h. 10, 16 h. 35, 18 h. 18).

10 juillet. Pas d'observation de longue durée, l'allure des animaux paraît normale; cependant, ils refusent de s'alimenter, alors que les individus demeurés dans le petit bac acceptent de la nourriture.

11 juillet. Observation d'une heure, ni le mâle ni la femelle ne remontent à la surface, les animaux se sont blottis sous les tuiles.

12 juillet. Mort accidentelle de la femelle blessée durant le siphonage du bac.

16 juillet. Le mâle, blotti sous sa tuile, paraît être dans un état absolument normal.

16 au 19 juillet. Mon service d'examen empêche toute observation de longue durée; mais, à quelque heure que j'examine l'animal, je le vois blotti sous sa tuile et je ne constate aucune montée en surface.

20 juillet. Observation de deux heures (15 h. 10 — 17 h. 10), l'animal ne remonte pas à la surface, il ne fait aucune tentative pour grimper ou nager.

22 juillet. Observation de 14 h. 5 à 16 h. 5 : même résultat que le 20.

De l'observation ci-dessus poursuivie pendant quatorze jours

(du moins pour le mâle), il résulte que, chez l'Euprocte, le rythme respiratoire varie suivant la profondeur où se trouve placé l'animal; sous faible profondeur, les prises d'air en surface se succèdent à intervalles d'environ cinq minutes. Sous une profondeur un peu plus considérable, et quand l'animal ne peut accéder à la surface qu'à la nage, les prises d'air se font beaucoup plus rares et, après une période d'accoutumance assez courte, les intervalles séparant deux prises d'air paraissent être, le plus souvent, supérieurs à deux heures et même atteindre quatre heures et demie et peut-être au-delà. Chez la femelle, meilleure nageuse que le mâle, les prises d'air sont un peu plus fréquentes; néanmoins, elle aussi peut demeurer plus de quatre heures en immersion.

Quatrième observation.

Afin de compléter et de contrôler l'observation précédente interrompue par la mort accidentelle de la femelle, une seconde femelle, jeune, de taille moyenne, a été placée dans le grand bac en compagnie du mâle; l'observation de ces animaux a duré du 22 juillet au 27 août, avec des interruptions dues à des courses en montagne; durant ce laps de temps la température de l'eau a oscillé entre $+ 18^{\circ}$ et $+ 21^{\circ},5$.

Le 22 juillet. Cette femelle, observée dans un petit bac où elle se trouve avec une vingtaine d'autres individus, vient respirer en surface toutes les cinq minutes environ; elle s'alimente.

Transportée dans le grand bac, elle espase aussitôt ses prises d'air; la durée moyenne d'un intervalle est de 8 minutes, les intervalles extrêmes sont de 19 et 3 minutes.

23 juillet. La durée moyenne des intervalles est de $10'54''$; les intervalles extrêmes sont de 18 et de 4 minutes.

24 juillet. La durée moyenne des intervalles est de $13'30''$; les intervalles extrêmes sont de 22 et de 4 minutes.

25 juillet. La durée moyenne des intervalles est de $10'54''$; les intervalles extrêmes sont de 15 et de 5 minutes.

27 juillet. Dans une observation trop courte pour permettre d'établir une moyenne, je note un séjour en immersion de 30 minutes, sans tentatives pour gagner la surface.

L'observation est interrompue jusqu'au 5 août.

4 août. Les animaux se sont alimentés, ce qu'ils avaient jusque-là refusé de faire, du moins en ma présence.

5 août. La durée moyenne des intervalles est de $15'45''$; les intervalles extrêmes sont de 34 et de 8 minutes.

L'observation est interrompue jusqu'au 26 août; pendant ce temps les animaux s'alimentent régulièrement.

26 août. Au cours d'une observation de deux heures la femelle ne remonte pas une seule fois en surface, elle ne fait aucune tentative de nage, ses allures sont parfaitement normales.

27 août. Une nouvelle observation de deux heures donne le même résultat que la veille.

Les résultats de cette quatrième observation sont analogues à ceux de la précédente; cependant, le ralentissement du rythme respiratoire s'est produit moins vite dans le dernier cas; j'attribue cette différence à ce que la seconde femelle était plus jeune et moins lourde que la première, ce qui lui rendait la nage plus facile; on a vu cependant la durée des intervalles entre les prises d'air croître assez régulièrement jusqu'à aboutir à un séjour en immersion d'au moins deux heures; l'animal est donc passé d'un rythme respiratoire d'une inspiration par cinq minutes à un rythme d'une inspiration par 120 minutes; pour être graduel, ce changement n'en est pas moins très remarquable.

Ainsi un changement de position en apparence peu important, peut amener l'Euprocte à modifier profondément son rythme respiratoire : dans sa station favorite, sous les pierres de l'extrême bord, l'animal a recours à ses poumons pour assurer une part vraisemblablement importante de ses échanges respiratoires, mais il suffit d'une très faible augmentation de la profondeur où il se trouve placé pour que sa respiration pulmonaire se réduise à un rôle secondaire; l'Euprocte doit alors avoir recours, pour satisfaire ses besoins respiratoires, à la respiration cutanée et à la respiration bucco-pharyngée.

C. DÉTERMINATION EXPÉRIMENTALE DE L'IMPORTANCE RELATIVE DES DIVERS MODES DE RESPIRATION

Pendant la vie aquatique, l'Euprocte respire donc à la fois par les poumons, par la peau et par la muqueuse bucco-pharyngée. En prenant pour indice de l'activité respiratoire pulmonaire, la fréquence des prises d'air en surface, on constate qu'elle varie dans des limites très considérables suivant les conditions de milieu; ce fait paraît indiquer que la respiration pulmonaire ne joue pas un rôle absolument essentiel dans l'ensemble des échanges respiratoires de l'animal.

D'autre part, on doit admettre que, pour un animal donné, maintenu dans des conditions constantes, l'ensemble des besoins respiratoires reste également constant, du moins tant que l'on n'envisage qu'un laps de temps relativement court, pendant lequel de notables modifications organiques n'interviennent pas.

Aussi, lorsqu'on constate une importante diminution de fréquence des prises d'air, indiquant un ralentissement de l'activité pulmonaire, on est en droit de supposer un accroissement compensateur de l'activité respiratoire cutanée et bucco-pharyngée; il convient de rechercher si ces deux derniers modes de respiration suffisent à assurer la vie de l'animal, en d'autres termes s'il est possible d'éliminer la fonction respiration pulmonaire.

1. *Élimination de la fonction pulmonaire.*

Chez des animaux à vie aquatique, il est facile d'éliminer, sans traumatisme, la fonction pulmonaire, en les maintenant en immersion sans accès possible à la surface.

Le dispositif suivant a été adopté :

Les animaux sont logés dans un bac en verre de 24×29 cm. et 27 cm. de profondeur; un morceau de tuf est placé au fond comme abri. Une toile métallique tendue sur un cadre est placée dans le bac, à 3 cm. au-dessous des bords, elle est traversée par un gros tube de verre qui descend presque jusqu'au fond du bac; c'est dans ce tube barboteur que l'eau d'un robinet est déversée en un jet violent, qui entraîne une grande quantité de bulles d'air, assurant une parfaite aération de l'eau, aucune bulle ne peut parvenir dans le bac lui-même; ainsi les animaux du bac ne peuvent avoir aucun contact avec l'air atmosphérique; le débit de l'eau est d'environ un litre par minute.

Première expérience.

28 août 1920. Un mâle est placé dans le bac, température de l'eau $+ 19^{\circ},5$. Il y séjourne jusqu'au 29 septembre; l'eau s'est maintenu à $+ 19^{\circ}$ environ jusqu'au 13 septembre, à partir de cette date sa température est descendue à $+ 15^{\circ}$.

Pendant les premiers jours l'animal est agité, il tente de remonter en surface et cherche à s'accrocher à la toile métallique; cette agitation est surtout manifeste dans les dernières heures de l'après-midi, ce qui coïncide d'ailleurs avec le commencement de la période de

plus grande activité de l'animal placé dans des conditions normales.

A la fin de l'expérience, les allures de l'animal sont redevenues normales, il demeure blotti sous le bloc de tuf et il est rare qu'il tente de venir en surface.

Les mouvements du plancher buccal, observés fréquemment, ont lieu à la cadence normale d'environ 20 par minute.

Un symptôme de gêne manifesté par l'animal est son manque d'appétit : je ne l'ai vu s'alimenter que trois fois.

Dans cette expérience, l'animal est donc resté un mois entier sans contact avec l'air atmosphérique; à la fin de l'expérience, il ne présente aucun symptôme d'asphyxie et paraît normal.

Un autre dispositif est réalisé avec un flacon de deux litres fermé d'un bouchon de caoutchouc traversé par deux tubes, l'un plonge presque jusqu'au fond, il amène l'eau de la canalisation de la ville, elle s'écoule par l'autre tube, enfoncé seulement jusqu'au ras de la face inférieure du bouchon; le débit de l'eau est d'environ 16 litres à l'heure.

Deuxième expérience.

14 septembre 1920. Un mâle est logé dans le flacon à deux tubulures; il y séjourne jusqu'au 18 octobre; la température de l'eau au début de l'expérience était de $+ 15^{\circ}$, elle est descendue progressivement à $+ 12^{\circ}$.

Pendant les premières heures l'animal est très agité, il fait de fréquents efforts pour s'élever vers le goulot, en s'accrochant au tube il parvient à y séjourner, le museau au contact du bouchon; son agitation persiste, tout en s'atténuant, pendant les 15 et 16 septembre, puis il se calme, demeure au fond du flacon et ne fait plus que de rares tentatives pour s'élever, il ne présente aucun symptôme d'asphyxie, il s'alimente à plusieurs reprises (quoique moins souvent que les animaux laissés dans des conditions normales).

Les mouvements du plancher buccal sont exécutés à la cadence de 25 à 22 par minutes, le 18 octobre on compte 24 mouvements par minutes.

Troisième expérience.

22 novembre 1922. Un mâle et une femelle sont introduits dans le flacon à deux tubulures.

Ils y sont resté jusqu'au 2 février 1923; la température de l'eau a oscillé entre $+ 6^{\circ}$ et $+ 9^{\circ}$.

Cette expérience de 71 jours donne les mêmes résultats que les

précédentes; à la fin de l'expérience les animaux ne présentent rien d'anormal.

Je sacrifie les deux individus en les étranglant sous l'eau et en les plongeant aussitôt dans le Bouin; l'autopsie montre des poumons complètement vides, aplatis et réduits à deux rubans de 3 mm. environ de large sur 24 mm. de long; ils ne contiennent ni gaz ni eau; leurs vaisseaux sont remplis de sang.

Quatrième expérience.

Dans une dernière expérience que je rapporterai en détail plus loin, une femelle est restée dans le flacon à deux tubulures, du 10 novembre 1920 au 7 mai 1921, date de sa mort.

Elle a donc vécu sans aucun contact avec l'air atmosphérique pendant environ cinq mois et demi; durant ce laps de temps la température de l'eau a été très variable, le minimum, observé en décembre, a été de $+ 3^{\circ}$, le maximum de $+ 13^{\circ}$ (à partir du mois de mars).

Les résultats de ces expériences sont très différents de ceux qu'a obtenus CAMERANO (1894) sur *Salamandrina perspicillata*, dont la submersion entraîne la mort en quelques heures; mais il me paraît difficile d'établir une comparaison entre mes expériences et celles de CAMERANO pour deux raisons: 1° *Salamandrina perspicillata* est un animal terrestre qui ne séjourne dans l'eau que le temps nécessaire pour y déposer ses œufs; 2° CAMERANO a fait ses expériences dans des récipients de faible capacité et ne paraît pas avoir assuré le renouvellement de l'eau.

Les expériences plus anciennes de W. F. EDWARDS (1824) fournissent un meilleur terme de comparaison; cet auteur a maintenu des Grenouilles et des Tritons dans des récipients de 10 litres, à eau quotidiennement renouvelée; dans ces conditions, il a observé, pour une Grenouille, une survie d'un peu plus de deux mois et demi (p. 50), à une température de 0° à $+ 11^{\circ}$; un Triton à crête a vécu environ deux mois; un Triton abdominal (*T. vulgaris* L.), six semaines (p. 56); mais cette existence en immersion n'est possible qu'à basse température; W. F. EDWARDS (p. 60) note expressément que: les Batraciens peuvent vivre facilement, sans respirer à la surface, tant qu'on renouvelle l'eau tous les jours et qu'elle se trouve entre 0° et 10° centigrades; mais lorsqu'elle est à ce degré, ces animaux ont de la peine à exister et périssent bientôt si la température arrive à 12° ou 14° .

Cet auteur montre plus loin que, maintenus en eau courante, les animaux résistent un peu plus longtemps à des températures supérieures à 10°.

Aussi H. M. EDWARDS (1857, p. 503), rapportant les expériences de son frère, conclut que la respiration cutanée n'est suffisante qu'à basse température et pour une activité réduite.

Dans la seule expérience que j'ai prolongée jusqu'à la mort du sujet, la vie en immersion a duré cinq mois et demi, c'est-à-dire beaucoup plus longtemps que dans les expériences des auteurs précédents; elle a été plus longue que la survie du Triton mutilé rapportée par DUMERIL et BIBRON (1841) dans l'observation que j'ai déjà citée.

Enfin, il est très important de remarquer que, dans mes expériences, les animaux ont pu vivre en immersion même à des températures supérieures à celles de leur habitat normal (19°, 5 à 15° dans le cas de ma première expérience).

Il me paraît donc légitime de conclure que l'Euprocte est capable de vivre sans avoir recours à ses poumons pour respirer; sa respiration cutanée et bucco-pharyngée lui permettant, à elles seules, de satisfaire tous ses besoins respiratoires aux dépens des gaz dissous.

2. Importance relative de la respiration cutanée et de la respiration bucco-pharyngée.

L'animal laissé libre d'accéder à la surface respire à la fois par ses poumons, par sa peau et par sa muqueuse bucco-pharyngée. En admettant, comme je l'ai fait, que les besoins respiratoires d'un animal donné restent constants pour une durée limitée d'observation, si l'on parvient à entraver la respiration cutanée et la respiration bucco-pharyngée, on devra constater une augmentation de fréquence des prises d'air en surface, indice d'une suractivité pulmonaire compensatrice; par une argumentation a contrario, il sera possible d'inférer l'importance des fonctions respiratoires supprimées de l'accroissement de fréquence des prises d'air.

J'ai employé concurremment deux méthodes pour entraver la respiration cutanée et la respiration bucco-pharyngée.

1° L'animal est plongé dans de l'eau privée d'air par une ébullition prolongée, puis refroidie à une température convenable; dans ce cas, la respiration bucco-pharyngée et la respiration cutanée sont entravées à la fois.

2° L'animal, préalablement recouvert d'un enduit isolant, est placé dans l'eau aérée; ici, la respiration bucco-pharyngée peut avoir lieu; l'enduit employé a été d'abord la vaseline, puis un mélange de vaseline et de lanoline, plus adhérent que la vaseline pure.

L'expérience se fait de la façon suivante : l'animal est logé dans un petit bac de verre ou dans un cristalliseur; je note la température de l'eau, le nombre des mouvements du plancher buccal, celui des prises d'air en surface dans un temps donné et la durée des intervalles qui les séparent; l'eau aérée est ensuite remplacée par de l'eau bouillie refroidie à la même température, les observations précédentes sont alors répétées. La même méthode est employée dans les expériences de vaselination, le dépôt de l'enduit remplaçant le changement d'eau.

Je donne, ci-dessous, un tableau qui résume quelques-unes de ces expériences; je me borne à y indiquer l'intervalle de temps moyen séparant deux prises d'air successives.

N°	DATE	TEMPERATURE	EAU AÉRÉE		EAU BOUILLIE		VASELINE	
			Nombre des mouvements du plancher buccal	Intervalle moyen entre les prises d'air	Nombre des mouvements du plancher buccal	Intervalle moyen entre les prises d'air	Nombre des mouvements du plancher buccal	Intervalle moyen entre les prises d'air
1	Juillet 1913	+ 17°	20 - 22	3'42"	22	2'8"		
2	» »	+ 20°	20	5'48"	20	2'11"		
3	Sept. 1920	+ 18°5	19 - 29	22'20"	25	2'46"		
4	» »	+ 20°	21 - 25	5'40"	30 - 40	1'30"	30	3' (1).
5	» »	+ 15°	19 - 20	11'	30 - 40	2'28"		"
6	Oct. 1920	+ 17°	24	6'24"	30 - 32	2'27"	30	1'27"
7	Sept. »	+ 18°	19	7'30"			30	1'35"
8	Oct. »	+ 18°	?	10'			20 - 22	2'57"

(1) L'enduit (vaseline pure) s'est partiellement décollé pendant l'observation.

La modification d'allure des animaux au cours des expériences est très significative : aussitôt plongés dans l'eau bouillie, ils

manifestent une gêne marquée; c'est au début de l'expérience que les animaux viennent respirer le plus fréquemment en surface, les prises d'air se répètent souvent, toutes les trente secondes; beaucoup cherchent bientôt à quitter l'eau en grimpant le long des parois du récipient, dans bien des cas les observations ont été rendues impossibles par la persistance des animaux dans leurs essais de fuite; les femelles, en particulier, ne permettent, le plus souvent, que des observations de si courte durée que l'établissement de moyennes devient impossible.

Les expériences de vaselination doivent être interprétées avec plus de réserves que celles faites au moyen de l'eau bouillie, les manipulations subies par l'animal pendant qu'on le recouvre d'enduit, le troublent parfois profondément et j'ai noté, à plusieurs reprises, une sorte d'état syncopal, suivant immédiatement cette opération; de pareils troubles, même beaucoup plus légers, peuvent cependant introduire des causes d'erreur dans l'interprétation des résultats de l'expérience.

Les résultats des expériences ci-dessus, quoique variant dans d'assez larges limites, sont cependant conformes à mon attente : dans tous les cas l'intervalle moyen entre les prises d'air a été plus court chez les animaux vaselinés ou plongés dans l'eau bouillie que chez les animaux en état normal et dans leur milieu normal; la différence peut être très sensible comme le montrent les expériences numéros 3 et 5.

Ainsi, même lorsque l'animal peut accéder à la surface et par conséquent lorsque la respiration pulmonaire n'est pas entravée, la respiration cutanée et bucco-pharyngée n'en jouent pas moins un rôle certainement important dans l'ensemble des échanges respiratoires.

Les expériences et observations relatées jusqu'ici m'ont paru de nature à faire attribuer une plus grande importance à la respiration cutanée qu'à la respiration bucco-pharyngée, cette dernière ne semble jouer qu'un rôle très effacé en regard de celui des deux autres modes respiratoires : en effet, quand on entrave la respiration pulmonaire par submersion de l'animal, on ne constate qu'une faible accélération des mouvements du plancher buccal et encore ne se produit-elle pas toujours; chez les animaux placés dans l'eau bouillie ou vaselinés, l'accélération des mouvements du plancher buccal se fait très irrégulièrement suivant les individus.

L'élimination simultanée de la respiration pulmonaire et de la respiration bucco-pharyngée permettra de mieux apprécier l'importance de la respiration cutanée.

3. Élimination simultanée de la respiration pulmonaire et de la respiration bucco-pharyngée.

J'ai eu recours, pour ces expériences, au procédé du bâillon déjà employé par CAMERANO et GOGGIO; il consiste à obturer les narines et la bouche des animaux et à paralyser en même temps les mouvements de l'appareil hyoïdien par un bâillon approprié; toute introduction d'air ou d'eau dans la cavité bucco-pharyngée est ainsi rendue impossible.

Ces expériences, en apparence très simples, se heurtent en réalité à de très grandes difficultés, car l'apposition d'un bâillon efficace est difficile à réaliser sans traumatisme.

Les animaux bâillonnés sont placés dans le flacon à deux tubulures qui a servi aux expériences précédents; dans ces conditions, les animaux ne peuvent plus respirer que par la peau fonctionnant sous l'eau comme une vaste branchie.

Première expérience.

5 octobre 1920 à 15 heures. Un mâle bâillonné est placé dans le flacon à deux tubulures; la température de l'eau est de + 15°.

Il reste d'abord immobile, dans une position anormale, presque renversé sur le dos, dans un état syncopal analogue à celui que j'ai plusieurs fois constaté chez des individus vaselinés. Il sort ensuite de cet état pour se débattre très vivement pendant toute la soirée du 5.

6 octobre. Même température; agitation sensible, l'animal fait de fréquentes tentatives pour remonter dans le goulot.

8 octobre. Même température, l'animal se calme, ses allures se rapprochent de celles d'un individu témoin, non bâillonné, placé dans le même flacon.

L'animal reste dans cet état, à une température de + 14°,5 à + 15° jusqu'au 13 octobre, il mue à cette date et, au cours de la mue, réussit à se débarrasser du bâillon.

L'animal a donc vécu bâillonné pendant plus de huit jours, soit environ 201 heures; il n'a donné de signes d'asphyxie qu'au début de l'expérience pendant la période d'accoutumance.

Deuxième expérience.

10 novembre 1920. Une femelle bâillonnée est mise en expérience, la température de l'eau est de $+ 10^{\circ}$.

11 et 12 novembre. Agitation marquée, fréquentes tentatives pour grimper dans le goulot.

13 novembre. L'animal s'est calmé, il séjourne au fond du flacon.

21 novembre. Température $+ 8^{\circ}$, l'animal mue, le bâillon ne se détache pas, la ligature cause de l'œdème sur les faces supérieures et latérales de la tête.

L'animal est resté dans ces conditions jusqu'au 23 décembre; pendant la deuxième quinzaine de ce mois la température de l'eau est progressivement descendue à $+ 4^{\circ}$. (Cette basse température ne rend pas les Euproctes torpides; dans les bacs voisins, je note encore des accouplements.)

23 décembre. Dans la nuit du 23 au 24 l'animal mue et se débarrasse du bâillon.

Dans cette observation, la respiration cutanée seule a donc suffi à assurer l'existence de l'animal pendant quarante-trois jours, sans qu'il soit possible de noter, vers la fin de l'observation, aucun symptôme d'asphyxie.

La femelle, débarrassée de son bâillon, a été maintenue dans le bocal à deux tubulures, elle y est morte le 7 mai 1921, après un séjour de cinq mois et demi en immersion, cette observation a déjà été rapportée plus haut.

Ces expériences montrent que la respiration cutanée peut assurer seule, pendant un temps assez long, la survie de l'animal privé de ses autres moyens respiratoires; il n'apparaît donc pas que, chez *Euproctus asper* tout au moins, la respiration bucco-pharyngée ait l'importance que lui attribuent MARCACCI et CAMERANO.

IV. Comportement respiratoire pendant la vie terrestre.

a. COMPORTEMENT NORMAL

A terre, l'animal ne respire plus que l'air atmosphérique, son comportement respiratoire se trouve entièrement modifié.

L'introduction de l'air dans la bouche et les poumons se fait par les narines, ainsi que son rejet; cette ventilation est assurée par des mouvements du plancher buccal analogues à ceux que

nous avons constatés chez l'animal immergé et par le jeu des muscles occluseurs des narines étudiés par BRUNER (1901).

Le nombre de ces mouvements du plancher buccal à la minute peut servir d'indice pour apprécier l'activité respiratoire pulmonaire au même titre que le nombre des prises d'air en surface pendant la vie aquatique.

Le tableau suivant indique le nombre de ces mouvements par minute (je compte pour un mouvement un abaissement du plancher buccal et le relèvement qui le suit aussitôt).

Les observations résumées dans ce tableau ont été faites sur des animaux placés dans un bac de verre, dans une atmosphère saturée d'humidité; les chiffres donnés sont des moyennes obtenues par une dizaine d'observations répétées de quart d'heure en quart d'heure.

DATE	TEMPÉRATURE	NOMBRE DES MOUVEMENTS DU PLANCHER BUCCAL PAR MINUTE			
		♂	♂	♀	♀
16 Janvier 1921	+ 4°	102	116	104	.
17 Janvier »	+ 2°5	85	87	87	.
18 Janvier »	+ 4°	100	104	105	103
19 Janvier »	+ 13°5 (1)	130	128	133	132
3 Février »	+ 9°	121	120	100	119
4 Février »	+ 8°5	135	98	113	115

(1) La température du bac a été progressivement amenée à ce degré au moyen d'un radiateur à gaz.

On voit que, durant la vie terrestre, les mouvements du plancher buccal ont un rythme beaucoup plus rapide que pendant la vie aquatique, au cours de laquelle ils s'exécutent à la cadence moyenne de vingt par minute; ce rythme s'accélère encore avec l'élévation de température; ces faits dénotent une activité pulmonaire considérable; ils sont de nature à faire attribuer aux poumons, pendant la vie terrestre, un rôle respiratoire peut-être essentiel, en tout cas plus important que durant la vie aquatique.

Cependant, une observation que j'ai rapportée au chapitre IV,

à propos d'Euproctes soumis accidentellement au gel, m'a montré que la respiration pulmonaire pouvait être interrompue pendant un certain temps sans entraîner la mort des animaux.

J'ai en effet constaté, chez les survivants, une abolition complète des mouvements respiratoires qui a persisté de sept à dix jours, à la température de $+ 13^{\circ}$; pendant cette paralysie temporaire des muscles de l'appareil hyoïdien, la respiration cutanée pouvait seule s'effectuer; on constatait d'ailleurs aisément, à l'aide d'une forte loupe, que la circulation du sang avait lieu dans les capillaires superficiels de la peau malgré l'état de torpidité des animaux.

b. EXPÉRIMENTATION

Pour pouvoir apprécier l'importance relative des divers modes de respiration, il convient d'avoir recours, ici encore, à l'expérimentation, mais la chose est plus malaisée à terre que dans l'eau.

J'ai répété les expériences de vaselination des animaux; j'ai dû renoncer à faire état de ces expériences, car il m'a été impossible d'obtenir une adhérence suffisante de l'enduit, dont l'animal se débarrasse très vite en se déplaçant sur le fond du bac.

J'ai eu de nouveau recours au procédé du bâillon; son emploi se heurte, ici, à des difficultés encore plus grandes que lorsqu'on expérimente sous l'eau; on sait, en effet, que les Urodèles se montrent, pendant leur vie terrestre, plus délicats que pendant leur vie aquatique et plus difficiles à conserver en captivité; de fait, si le bâillon n'est pas très serré, les animaux s'en débarrassent vite et, d'autre part, il est difficile d'affirmer que les respirations pulmonaire et bucco-pharyngée sont complètement entravées. Si, au contraire, on serre suffisamment les ligatures pour éviter ces inconvénients, très rapidement encore, il se produit de l'œdème, la gangrène survient et la mort se produit plus ou moins vite sans qu'il soit possible d'attribuer sa cause soit à l'asphyxie soit à la gangrène. Je donne cependant, ici, le résultat de l'expérience dans laquelle j'ai constaté la plus longue survie :

6 février 1921. Un mâle est bâillonné; température $+ 7^{\circ}$.

Durant presque toute la journée il cherche à se débarrasser du bâillon.

7 février. Ses mouvements sont redevenus presque normaux et peu différents de ceux des Euproctes témoins.

Il reste dans cet état jusqu'au début d'avril, il est moins mobile que les témoins, mais se déplace cependant spontanément.

2 avril. L'œdème apparaît au niveau des ligatures.

5 avril. Début de gangrène.

14 avril. Mort.

Dans la dernière moitié de février, la température s'est abaissée jusqu'à $+ 3^{\circ}$, elle est ensuite remontée progressivement jusqu'à $+ 14^{\circ}$.

L'animal a donc vécu sous le bâillon pendant 67 jours; il est vraisemblable qu'il aurait survécu plus longtemps encore sans l'intervention de la gangrène; une pareille durée de survie est de beaucoup supérieure à celles qui ont été obtenues chez *Salamandrina perspicillata* et *Spelerpes fuscus* par CAMERANO (1894) et même par GOGGIO (1903). Le premier de ces auteurs observe la mort des individus en expérience moins de vingt-quatre heures après le bâillonnage, les animaux étaient maintenus dans l'air humide à une température variant entre $+ 14^{\circ}$ et $+ 24^{\circ}$. Ces observations ont conduit CAMERANO à regarder la respiration bucco-pharyngée des apneumones comme seule importante et à refuser toute efficacité à la respiration cutanée.

GOGGIO critique avec raison ces expériences, estimant qu'elles ont été faites à des températures trop élevées; en opérant à des températures de $+ 10^{\circ}$ à $+ 12^{\circ}$, il obtient, en effet, des survies de quinze et de dix-neuf jours pour des *Spelerpes* bâillonnés et des survies de trois, cinq, neuf et quatorze jours chez *Salamandrina perspicillata*. A l'encontre de CAMERANO, GOGGIO conclut à une importance notable de la respiration cutanée; ses conclusions peuvent être, a fortiori, appliquées à *Euproctus asper*.

Même durant la vie aérienne, pendant laquelle la respiration pulmonaire de l'Euprocte est active, la respiration cutanée joue un rôle important, elle est capable d'entretenir seule la vie de l'animal pendant un temps relativement long.

V. Conclusions.

Les hypothèses suggérées par l'étude de la vascularisation de la peau trouvent leur confirmation dans celle du comportement respiratoire.

Malgré la présence de poumons, réduits il est vrai mais fonctionnels, la peau joue un rôle respiratoire des plus importants.

Pendant la vie aquatique, la respiration cutanée doit assurer normalement la majeure partie des échanges respiratoires ; la facilité avec laquelle l'Euprocte modifie son rythme respiratoire pulmonaire sous l'influence d'un changement minime de la profondeur où il se trouve placé, indique que les poumons ne jouent qu'un rôle secondaire ; le fait que les animaux peuvent vivre plusieurs mois sans accéder à la surface le démontre clairement par ailleurs.

Pendant la vie terrestre, la respiration pulmonaire est plus active et plus importante que pendant la vie aquatique ; néanmoins, les animaux survivent longtemps à sa suppression complète, ce qui dénote, ici encore, une activité considérable de la respiration cutanée.

La respiration bucco-pharyngée s'effectue, pendant la vie aquatique, aux dépens des gaz dissous et pendant la vie terrestre aux dépens de l'air atmosphérique ; dans tous les cas, son importance est minime : sa suppression (qui s'accompagne forcément de celle de la respiration pulmonaire) est compatible avec une longue survie.

Ces conclusions sont en complet désaccord avec celles de CAMERANO, dans son étude de *Salamandrina perspicillata* et de *Spelerpes fuscus* ; mes recherches ayant porté sur une espèce différente des siennes ne peuvent leur être opposées de façon absolue ; néanmoins, elles ont montré que, contrairement aux déductions qu'en avait tirées CAMERANO (1896, p. 376), la respiration bucco-pharyngée n'a qu'une importance restreinte chez *Euproctus asper*.

Mes observations, rapprochées de celles de GOGGIO (1903), corroborent l'opinion de BETHGE (1898) et de BRUNER (1901) qui considèrent comme exagérée l'importance attribuée par CAMERANO à la respiration bucco-pharyngée au détriment de la respiration cutanée ; à tout le moins, il me paraît impossible d'admettre la généralisation des conclusions de CAMERANO et leur extension à des espèces autres que celles qu'il a étudiées, elles ne sauraient s'appliquer à *E. asper*.

D'autre part, mes recherches sur le comportement respiratoire de l'Euprocte des Pyrénées n'apportent aucun appui à la théorie de CAMERANO (1896) qui attribue l'apneumie à l'accoutumance de

certaines Urodèles à une vie surtout terrestre; celle-ci, en rendant inutile le rôle hydrostatique des poumons, aurait entraîné leur régression et leur disparition accompagnée de leur remplacement, au point de vue fonctionnel, par la muqueuse bucco-pharyngée.

Cette théorie me paraît appeler quelques réserves.

Il semble, à priori, étrange que ce que l'on a coutume de désigner sous le terme d'adaptation à la vie aérienne ait entraîné l'apparition et le perfectionnement des poumons chez tous les autres Vertébrés et leur disparition chez certains Urodèles.

Par ailleurs, les faits mêmes sur lesquels CAMERANO base son hypothèse, peuvent être critiqués : dans des tableaux comparatifs, l'auteur italien classe les diverses espèces d'après le développement de leur appareil pulmonaire; il constate alors que les poumons sont les plus courts dans les espèces auxquelles il attribue une vie surtout terrestre; mais appréciant le développement des poumons d'après leur seule longueur, il place côte à côte *Salamandra maculosa* et *E. asper*; ces deux Urodèles ne sont aucunement comparables.

S. maculosa a, il est vrai, une vie essentiellement terrestre, elle ne va à l'eau que pour y déposer ses jeunes et elle se noie aisément (Cf. BOULENGER, 1910, p. 115), mais ses poumons ont une structure plus complexe que ceux d'*E. asper* et une surface respiratoire plus grande.

E. asper a des poumons relativement réduits, cette réduction est assez marquée pour que CAMERANO les considère, avec vraisemblance, comme en voie de régression; j'ai noté déjà que leur rôle hydrostatique est faible, ils sont cependant fonctionnels au point de vue respiratoire; l'animal vit normalement plusieurs mois dans les eaux; en captivité, il peut même s'accommoder d'une vie entièrement aquatique, prolongée pendant plusieurs années; il se conduit en cela comme le font *Triton cristatus* et *T. marmoratus*, espèces que CAMERANO considère comme surtout aquatiques, il ne semble donc pas possible d'attribuer la réduction des poumons à une existence surtout terrestre.

LÖNNBERG (1896, p. 37) a, d'ailleurs, signalé l'existence d'un apneumone aquatique, *Spelerpes porphyriticus* et pour expliquer ce fait, CAMERANO (1896, p. 381) est conduit à admettre « un adattamento secondario o cénogenetico di una forma derivata da altra a costumi prevalentemente terragnoli (come sono in

genere le specie dello stesso genere *Spelerpes*) e priva di polmoni », ce qui équivaut à invoquer une hypothèse à l'appui d'une autre hypothèse.

La conclusion à laquelle s'était arrêté CAMERANO, en 1894, me paraît être celle qui s'impose encore aujourd'hui : « In quanto alla causa che puô aver determinato l'atrofia dell'apparato polmonare o la suo totale scomparsa essa rimane per ora all' tutto ignoto ». Tout au plus semble-t-il possible de penser que l'apnée s'est produite chez certains Urodèles, i n d é p e n d a m m e n t de leur mode de vie, quand des dispositions anatomiques telles que la vascularisation abondante et superficielle des téguments ou de certaines muqueuses entraînaient chez eux des échanges gazeux particulièrement actifs au niveau de ces organes.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

J'ai donné, à la fin de chaque chapitre, les conclusions auxquelles conduisent les faits qui y sont exposés; il suffit de reprendre ici ces conclusions partielles et de les coordonner pour dégager une vue d'ensemble des résultats de mes recherches.

I. Recherches d'anatomie comparée.

J'ai étudié comparativement la région cloacale et les téguments des Euproctes pyrénéen et corse; la comparaison avec l'Euprocte sarde a dû être établie d'après les travaux des auteurs.

a) RÉGION CLOACALE

L'étude de la région cloacale a mis en évidence des différences marquées entre les trois formes d'Euproctes.

Euproctus asper. — Le cloaque du mâle est constitué comme celui des Tritons vrais : ses différentes régions ont entre elles les mêmes rapports que chez ces derniers, elles sont en relation avec les mêmes annexes glandulaires réparties en trois systèmes distincts (glandes du bassin, glandes abdominales, glandes vestibulaires), les seules différences que l'on puisse constater entre *E. asper* et *Triton* (réduction du vestibule et des glandes vestibulaires) sont peu marquées et de minime importance.

Le cloaque de la femelle s'écarte davantage du type normal de *Triton*; il s'en distingue par les particularités suivantes :

- a) Forme conique du mamelon.
- b) Cavité cloacale tout entière tubuleuse.
- c) Nombre plus considérable des tubules du *receptaculum seminis*.
- d) Etat fonctionnel de certaines glandes accessoires (homologues des glandes abdominales du mâle) qui, chez *Triton*, persistent seulement à l'état rudimentaire.

Euproctus montanus. — Chez le mâle, que j'ai seul pu étudier, le cloaque diffère nettement de celui de *Triton*; il présente les dispositions caractéristiques suivantes :

- a) Cavité vestibulaire très réduite.
- b) Pseudo-pénis de forme conique, creusé sur sa face inférieure d'une gouttière, continuant vers l'arrière le canal cloacal; les rapports de ce canal avec le pseudo-pénis réalisent une disposition inverse de celle des Tritons vrais, chez lesquels le canal cloacal débouche dans le vestibule au-dessus du pseudo-pénis.
- c) Le pseudo-pénis peut faire saillie hors du vestibule, par suite d'un phénomène d'érection du mamelon.
- d) Les glandes vestibulaires sont très réduites.
- e) Les glandes abdominales font totalement défaut.

Euproctus Rusconii. — Il semble résulter, des travaux de MARA (1908) et de D'AMICO (1908) que le mâle possède un cloaque constitué, dans son ensemble, comme celui d'*E. montanus*, mais dépourvu de pseudo-pénis; les glandes vestibulaires sont très réduites, les glandes abdominales font défaut; le mamelon cloacal est susceptible d'érection.

Le cloaque de la femelle paraît avoir la même structure que celui d'*E. asper*, mais les glandes accessoires feraient entièrement défaut.

La réduction très marquée des glandes vestibulaires et l'absence des glandes abdominales coïncident chez *E. montanus* et *E. Rusconii* avec un rapprochement particulièrement intime des sexes durant lequel la fécondation est assurée par un spermatophore plus simple que celui de *Triton*; le spermatophore est déposé directement dans l'ouverture cloacale de la femelle (*E. Rusconii*) ou dans son voisinage immédiat (*E. montanus*); dans le premier cas, le spermatophore n'arrive pas au contact de l'eau, dans le second ce contact est de courte durée.

Ces faits rapprochés des dispositions anatomiques que j'ai constatées chez *E. montanus*, viennent corroborer les hypothèses de V. Z. MÜHLEN (1893) et permettent de déduire le rôle de chacune des portions du complexe glandulaire cloacal des

Tritons vrais : les glandes du bassin sécrètent un produit qui englobe les spermatozoïdes et forme avec eux la masse ou les masses spermatiques; les glandes vestibulaires sécrètent le produit muqueux qui forme la portion mucilagineuse du spermatophore; enfin, les glandes du bassin déversent sur le spermatophore, au moment même de son éjaculation, un produit qui le recouvre et met les spermatozoïdes à l'abri de l'action nocive de l'eau.

Chez *E. montanus* et *E. Rusconii*, le contact du spermatophore avec l'eau est très court ou n'a pas lieu : chez tous deux les glandes abdominales n'existent pas.

Cette absence des glandes abdominales est-elle primitive ou ces glandes ont-elles disparues par suite du non usage ?

Dans la première hypothèse on pourrait admettre que cette absence a entraîné la nécessité d'un rapprochement sexuel plus intime que celui des Tritons vrais; toutefois, la seconde hypothèse paraît plus vraisemblable; en effet, *E. asper*, tout en possédant les trois types de glandes des Tritons a un mode de rapprochement sexuel analogue à celui des deux autres Euproctes, mais pendant lequel le spermatophore reste plus longtemps exposé au contact de l'eau.

L'absence de glandes abdominales semble être une conséquence du rapprochement plus intime des sexes et non sa cause, cette dernière doit être recherchée dans le stéréotactisme positif que j'ai constaté chez *E. asper* et qui doit très vraisemblablement se retrouver chez les deux autres Euproctes.

b) TÉGUMENTS

Les téguments ont été étudiés chez *E. asper* et chez *E. montanus*; ici encore, cette étude a révélé des différences sensibles entre les diverses formes.

Euproctus asper. — J'ai distingué deux types de formations tégumentaires superficielles coexistant chez *E. asper* : les tubercules cutanés et les protubérances épidermiques.

Les tubercules cutanés atteignent un développement remarquable dans cette espèce; contrairement aux affirmations de certains auteurs, ce sont des formations permanentes chez l'adulte; j'ai précisé leur structure en montrant

que loin d'être de simples formations épidermiques, elles consistent en une papille dermique coiffée d'un épais capuchon épidermique; les tubercules cutanés sont toujours en relation avec une glande sous-jacente dont le canal excréteur vient déboucher à son sommet.

Les protubérances épidermiques sont de plus petite taille, elles se retrouvent avec les mêmes caractères chez *Triton*, où elles ont été décrites depuis longtemps.

J'ai rencontré, chez *E. asper*, un réseau vasculaire presque entièrement intra-épidermique, composé de capillaires nombreux et de très grand diamètre; une vascularisation de la peau, aussi riche et aussi superficielle n'existe, à ma connaissance, chez aucun autre Urodèle, on ne retrouve de pareille disposition que chez un Apode *Typhlonectes natans*. Cette remarquable particularité anatomique joue un rôle important au point de vue respiratoire.

L'irrégularité d'épaisseur de l'épiderme causé par cette vascularisation entraîne la formation dans la peau de l'abdomen d'îlots de cellules épidermiques profonds, que j'ai désignés sous le nom de massifs épithéliaux sous-épidermiques, l'existence de pareils massifs cellulaires ne semble pas avoir été constatée ailleurs.

Euproctus montanus. — Les tubercules cutanés n'existent pas dans cette espèce; la peau ne porte que des protubérances épidermiques analogues à celles des Tritons et d'*E. asper*, ce sont des productions essentiellement temporaires qui ne se rencontrent que pendant la vie terrestre de l'animal.

J'ai retrouvé chez *E. montanus* une vascularisation des téguments moins prononcée que chez *E. asper*, mais beaucoup plus superficielle que chez *Triton*; cette particularité, pourtant très remarquable, avait échappé à LESSONA.

Euproctus Rusconii. — La peau de cette espèce porte des tubercules assez voisins d'aspect de ceux d'*E. asper*; leur structure est différente. LESSONA et WIEDERSHEIM les ont, en effet, décrits comme des formations purement épidermiques; ces tubercules paraissent analogues à ceux que GOGORZA a étudiées chez *Pleurodeles Waltli*, mais ils ne seraient pas, comme eux, en rela-

tion avec un canal excréteur glandulaire. Les travaux des auteurs ne font pas mention d'une vascularisation spéciale des téguments et l'on peut présumer qu'elle ne diffère pas de celle de la peau de *Triton*.

De nouvelles recherches paraissent encore nécessaires pour avoir une connaissance exacte de la constitution des téguments de cette espèce.

c) CONSÉQUENCES SYSTÉMATIQUES

Les différences de structure des formations tégumentaires renforcent les distinctions spécifiques déjà très nettes qui séparent les trois *Euproctes*, si étrangement confondus pendant longtemps; ces formations, en raison même de leur diversité, ne saurait servir à caractériser un groupement systématique quelconque réunissant ces trois formes.

Les caractères tirés de la constitution de la région cloacale ont, par contre, une valeur systématique plus grande.

L'étude comparée de la région cloacale montre tout d'abord que le prétendu caractère commun qu'on en voulait tirer pour justifier la réunion des trois formes dans un même sous-genre, est purement superficiel, il n'a d'autre valeur que celle d'une ressemblance morphologique extérieure, masquant de profondes dissemblances de structure; cette constatation démontre l'hétérogénéité du sous-genre *Euproctus* et la nature artificielle de ce groupement; ainsi se trouvent confirmées les vues de BEDRIAGA, auxquelles BOULENGER (1917) a donné tout récemment encore une actualité nouvelle.

Euproctus asper, en raison de la constitution du cloaque du mâle, doit être étroitement rapproché des *Tritons* vrais; il s'en distingue néanmoins par le caractère biologique essentiel du mode de fécondation, par l'absence de caractères sexuels secondaires chez le mâle en rut, par les quelques particularités notables du cloaque de la femelle. Ces caractères sont suffisants pour justifier le maintien de cette espèce dans un sous-genre particulier subordonné au genre *Triton*; pour le désigner, sans forger une appellation nouvelle, je propose de reprendre le nom de *Hemitriton* créé par DUGÈS (1852, p. 254); mais il convient d'en restreindre le sens en ne donnant à ce terme que

la valeur de sous-genre et en ne l'appliquant qu'au seul Euprocte des Pyrénées, alors que DUGÈS lui accordait une valeur générique et rangeait, en outre, sous ce nom, le Triton alpestre, alors que ce dernier doit, sans conteste, être considéré comme un Triton vrai.

Euproctus montanus et *Euproctus Rusconii*, en dépit des quelques différences morphologiques et ostéologiques qui les séparent, sont étroitement rapprochés l'un de l'autre par la constitution de leur cloaque, privé, chez tous deux, de glandes abdominales; ce même caractère les sépare nettement des espèces du groupe *Triton*; en conséquence, les espèces corse et sarde doivent être réunies dans un même groupe systématique, qui pourra conserver l'appellation *Euproctus* GENÉ; il convient d'attribuer à ce groupement la même importance générique que l'on accorde au groupe *Triton* LAUR.

Je suis ainsi conduit à repousser l'idée d'une affinité étroite unissant entre elles les trois formes pyrénéenne, corse et sarde. Cette affinité supposée avait été admise par FORSYTH-MAJOR (1883) parmi les arguments faunistiques favorables à sa théorie paléogéographique de la Tyrrhénide, continent tertiaire ayant temporairement relié la Corso-Sardaigne aux Pyrénées; en dépit de quelques discordance d'opinion ⁽¹⁾, l'hypothèse de FORSYTH-MAJOR a été confirmée par les recherches géologiques les plus récentes (Cf. FALLOT, 1922).

Du point de vue géologique, rien ne s'opposerait donc à ce que l'on considérât les trois Euproctes comme des formes dérivées d'une même espèce ayant d'abord peuplé le continent pyrénéo-corso-sarde et soumise ensuite à la ségrégation, conséquence du morcellement de leur aire primitive de répartition.

Mes propres recherches anatomiques, venant renforcer les différences déjà notables que BEDRIAGA, en particulier, a signalées entre les trois espèces actuelles, ne permettent pas d'admettre une telle relation phylogénique de ces trois formes; elles s'accor-

⁽¹⁾ Cf. FEJERVARY (1920, p. 397) qui déclare que « la mer profonde (Mer Gauloise) s'étendant à l'Ouest de la Corsosardaigne est de caractère permanent depuis les temps mésozoïques....., le fait est..... qu'une connexion d'importance géologique entre ces îles et l'Espagne et le Midi de la France, comme on devait la supposer d'après la théorie de la « Tyrrhénide » de M. FORSYTH-MAJOR, n'a pas été démontrée par les géologues ».

dent, au contraire, davantage avec la théorie récente de BOULENGER (1917) et la confirment, au moins en partie.

BOULENGER admet que : « Ces espèces bien tranchées (les trois Euproctes) doivent avoir été dérivées indépendamment de formes plus généralisées; ces formes, en ce qui concerne les trois espèces d'Europe, nous sont inconnues et ont probablement disparu ».

Rhithrotriton Derjugini NESTEROY, découvert dans les montagnes du Kurdistan, présente une ressemblance morphologique frappante avec l'Euprocte des Pyrénées; il est, d'autre part, très voisin de *Triton crocatus* COPE; BOULENGER (p. 803) pense que : « Des formes voisines de *Molge crocata* COPE ont été probablement les ancêtres des Euproctes européens et il n'est pas trop hasardeux de suggérer une extension occidentale de ces formes pour expliquer l'origine des espèces des Pyrénées, de Corse et de Sardaigne. »

La disposition systématique que je propose, en écartant nettement la forme pyrénéenne des formes corse et sarde s'accorde avec la théorie de BOULENGER; le rapprochement générique des deux dernières peut, au contraire, laisser croire à leur commune origine, et en cela je m'écarte de la théorie précédente, mais n'ayant pu étudier moi-même *Euproctus Rusconii*, je dois apporter quelque réserve sur ce point particulier.

En ce qui concerne l'Euprocte des Pyrénées, sa ressemblance étroite avec *Rhithrotriton Derjugini* fournit un nouvel exemple des affinités orientales de quelques-uns des éléments endémiques de la faune pyrénéenne, tels que *Myogale pyrenaica* et *Capra pyrenaica* (Cf. SCHARFF, 1907, pp. 93 et 160).

II Recherches zoogéographiques et biologiques.

Ces recherches ont été limitées au seul Euprocte des Pyrénées.

a) DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Malgré les lacunes que présente encore notre connaissance de la distribution géographique de l'Euprocte pyrénéen, on peut placer les limites altitudinales de son aire de répartition entre 700 et 2.360 mètres.

Le maximum de fréquence de l'espèce se rencontre, pour la France, dans la région centrale des Pyrénées, à une altitude voisine de 2.000 mètres; elle est absente ou très rare dans les parties occidentale et orientale de la Chaîne.

A l'intérieur de son aire de répartition géographique, la distribution topographique de l'Euprocte est discontinue; cette discontinuité est particulièrement marquée en territoire espagnol; elle montre que l'espèce a dû avoir autrefois une extension plus grande qu'actuellement; il convient, en conséquence, de la considérer comme une espèce rélictée.

b) ÉTHOLOGIE ET ÉCOLOGIE

1° **Caractères éthologiques.** — L'observation de l'Euprocte, tant dans son habitat naturel qu'en captivité, permet de lui reconnaître les caractères éthologiques suivants :

- a) **Sténotherme**, il vit dans des eaux dont la température ne dépasse généralement pas + 13°.
- b) **Rhéophile**, il est plus torrenticole que lacustre; quand il habite les lacs, il se cantonne aux points où l'eau est courante : déversoirs, embouchures des affluents.
- c) Il paraît **lucifuge** et s'abrite sous les pierres, cette lucifugité n'est que relative; en réalité, il est **sténophote** et fuit seulement la lumière directe du soleil.
- d) Il est, en outre, doué d'un **stéréotactisme positif** qui le conduit à multiplier les points de contact entre son corps et les abris et ainsi à se loger sous eux.

Ces divers caractères éthologiques font de l'Euprocte des Pyrénées un animal alticole : seules, les régions d'altitude présentant des conditions écologiques qui répondent aux exigences biologiques assez strictes de l'espèce; ces mêmes exigences conditionnent sa répartition topographique actuelle; elles expliquent son absence en certains points des zones où il est cependant cantonné, mais dans lesquels toutes les conditions de milieu nécessaires ne se trouvent pas réunies à la fois.

2° **Hibernation.** — Les données ci-dessus ne s'appliquent qu'à l'animal adulte observé pendant sa vie aquatique.

J'ai pu constater que l'Euprocte, comme la plupart des autres Tritons, ne séjourne pas toute l'année dans les eaux, il les quitte

à l'automne pour passer la période hivernale à terre, enfoncé probablement à une assez grande profondeur dans le sol où il échappe aux rigueurs de l'hiver montagnard; il supporte, d'ailleurs, aisément, des températures très basses : maintenu à l'eau en captivité, il reste actif et s'accouple encore à une température de $+ 3^{\circ}$ à $+ 4^{\circ}$; il semble même pouvoir, dans une certaine mesure, résister au gel.

3° Comportement sexuel — Chez l'adulte, la période de vie active, aquatique, coïncide avec l'époque de l'activité sexuelle.

L'étude du comportement de l'Euprocte, pendant cette période m'a permis de préciser le mécanisme de la fécondation jusqu'ici mal connu.

Dans le rapprochement des sexes, la préhension de la femelle par le mâle n'est précédée d'aucun prélude; cet acte présente tous les caractères d'un pur réflexe et doit être considéré comme une manifestation du stéréotactisme positif de l'espèce; il n'implique aucun choix de la part du mâle (ce qui entraîne la fréquence des accouplements homosexuels).

La fécondation a lieu par l'intermédiaire d'un spermatophore simplement constitué par des amas de spermatozoïdes agglutinés par la sécrétion des glandes cloacales.

Le spermatophore est déposé par le mâle sur le corps de la femelle, au voisinage du cloaque.

La femelle demeure entièrement passive durant tout le temps de l'accouplement, elle ne recueille pas elle-même le spermatophore. C'est le mâle qui, au moyen de ses pattes postérieures, assure la pénétration des spermatozoïdes entre les lèvres du cloaque de la femelle.

Ce mécanisme, nettement différent du mode de fécondation des Tritons vrais (chez lesquels la femelle recueille activement le spermatophore éjaculé par le mâle), permet la fécondation dans des conditions de milieu (eau courante) qui rendraient inefficaces le mode de fécondation normal des Tritons.

4° Ponte. — La ponte a lieu au mois d'août dans les localités de haute altitude; elle s'effectue en eau courante et à faible profondeur.

Les œufs sont collés aux pierres; la forme conique du mamelon cloacal de la femelle lui permet de déposer ses œufs en des points tels qu'ils restent soumis à un courant continu sans risquer d'être entraînés.

Le développement embryonnaire, se faisant à température relativement basse, est lent et doit demander environ un mois pour s'effectuer.

5° Développement larvaire. Le développement larvaire, dans les conditions normales de milieu, dure près d'un an : la larve née en septembre se transforme en jeune abranche dans le courant du mois de juillet ou d'août de l'année suivante; le jeune quitte les eaux aussitôt après la métamorphose.

Cette longue durée de la vie à l'état larvaire s'oppose à la rapidité du développement larvaire des Tritons de plaine; elle est une conséquence directe du climat montagnard ainsi que le montrent la prolongation de la vie larvaire de *Triton palmatus* dans les stations supérieures de son aire de répartition et l'accélération du développement des larves de l'Euprocte soumises en élevage à des températures supérieures à la normale.

La durée de la vie larvaire peut parfois dépasser un an; en pareil cas, il est possible que la maturation des éléments sexuels commence avant la disparition totale des branchies et sans que l'animal ait quitté les eaux; cet acheminement vers la néoténie est très exceptionnel chez l'Euprocte.

L'examen des larves aux divers stades de leur développement montre des différences morphologiques notables entre elles et les larves de Tritons vrais, ces différences portent surtout sur la forme et les dimensions des branchies et des membres.

6° Cycle vital. — Après un an environ de vie larvaire le jeune Euprocte quitte les eaux et mène une vie terrestre jusqu'à sa maturité sexuelle; cette dernière n'est atteinte qu'au cours de la troisième année et même, le plus souvent, au cours de la quatrième seulement.

Devenu adulte, l'animal vit alternativement dans les eaux, où il se reproduit pendant la période estivale, et à terre où il hiberne.

La durée moyenne de la vie reste encore inconnue mais dépasse très vraisemblablement sept ans.

7° **Comportement respiratoire.** — Un chapitre spécial a été consacré au comportement respiratoire de l'Euprocte, son étude et celle de ses modifications expérimentales ont eu pour but de vérifier si la peau joue le rôle respiratoire important que suggèrent sa vascularisation si superficielle et la réduction marquée des poumons.

Il résulte de cette étude que, durant la vie aquatique :

- a) La respiration pulmonaire est active chez l'animal placé à très faible profondeur (il vient respirer en surface toutes les cinq à dix minutes).
- b) Une augmentation de profondeur relativement faible (inférieure à un mètre), entraîne une modification complète du comportement respiratoire (l'animal séjournant parfois plus de quatre heures en immersion sans venir respirer en surface).
- c) La suppression de la respiration cutanée (obtenue en vaselinant l'animal ou en le plaçant dans l'eau bouillie) s'accompagne d'une suractivité compensatrice de la respiration pulmonaire indiquée par une augmentation de fréquence des prises d'air en surface.
- d) La suppression de la respiration pulmonaire (par le maintien forcé de l'animal en immersion) n'entraîne pas la mort : privé de tout accès à l'air atmosphérique, il peut vivre pendant plusieurs mois (cinq et demi dans la plus longue de mes expériences).
- e) La suppression simultanée de la respiration pulmonaire et de la respiration bucco-pharyngée (par bâillonnage) permet une longue survie de l'animal (dans l'expérience la plus longue, l'animal a vécu quarante-cinq jours sous le bâillon).

Pendant la vie terrestre :

- a) La fréquence des mouvements respiratoires assurant la pénétration de l'air dans les poumons dénote une activité pulmonaire plus grande que pendant la vie aquatique.

- b) Le rôle respiratoire de la peau reste néanmoins important : la suppression simultanée de la respiration pulmonaire et de la respiration bucco-pharyngée permet encore une longue survie (67 jours dans mon expérience la plus longue).

Les présomptions tirées de l'étude anatomique de la peau se trouvent donc justifiées et l'on est conduit à admettre que, chez l'Euprocte des Pyrénées :

- a) Les poumons, quoique réduits, sont fonctionnels.
- b) La respiration pulmonaire n'est cependant pas indispensable à la vie de l'animal.
- c) La respiration cutanée et la respiration bucco-pharyngée réunies suffisent à assurer les échanges respiratoires.
- d) La respiration bucco-pharyngée n'a qu'une importance relativement minime; en l'absence de la respiration pulmonaire la respiration cutanée joue le rôle essentiel.

Les conclusions auxquelles aboutissent les observations et expériences relatives au comportement respiratoire constituent l'un des résultats biologiques les plus importants de mon travail.

Elles tranchent, dans le cas présent, la question controversée de la valeur relative des divers modes respiratoires.

Elles restituent à la peau le rôle respiratoire important que lui avaient généralement reconnu les anciens auteurs et beaucoup de modernes, rôle méconnu et nié par MARCACCI et par CAMERANO.

Elles montrent que les résultats de CAMERANO et les conclusions qu'il en tire ne sauraient être généralisés; en particulier ses présomptions relatives à l'importance probable de la respiration bucco-pharyngée chez l'Euprocte des Pyrénées ont été contredites par mes recherches.

Elles ne fournissent aucun appui à la théorie de CAMERANO attribuant l'origine de l'apneumie de certains Urodèles à la vie terrestre entraînant la perte du rôle hydrostatique des poumons et leur réduction subséquente : L'Euprocte mène une vie alternativement aquatique et terrestre comparable à celle de la plupart des Tritons à poumons plus développés; cependant, ses poumons sont réduits, leur rôle hydrostatique est très faible et l'on peut considérer l'espèce comme s'acheminant vers l'apneu-

mie; cet état si remarquable de certains Urodèles semble s'être réalisé indépendamment du mode de vie quand certaines dispositions anatomiques (vascularisation superficielle de la peau et peut-être de certaines muqueuses) permettaient à des échanges respiratoires actifs de s'établir en dehors des poumons.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1901. ANCEL (P.). — Sur l'origine des glandes cutanées de la Salamandre, note préliminaire. (*C. R. Ass. Anatomistes*, 3^e session, Lyon, p. 42.)
1902. ANCEL (P.). — Etude du développement des glandes de la peau des Batraciens et, en particulier, de la Salamandre terrestre. (*Arch. de Biologie*, t. XVIII, p. 257, pl. VIII-IX.)
1912. AUDIGÉ (J.) et E. MIR. — Le transport des poissons vivants congelés. (*Communication au 2^e Congrès du Froid*, tenu à Toulouse du 22 au 25 septembre 1912.)
1863. BARBOZA DU BOCAGE. — Liste des Mammifères et Reptiles observés en Portugal. (*Rev. et Mag. de Zool.*, par Guérin-Meneville, série 2, t. XV, p. 329.)
1900. BARROWS (Miss A. I.). — Respiration of Desmognathus (*Anat. Anz.*, Bd. XVIII, p. 461.)
1879. 1. BEDRIAGA (J. von). — Ueber *Molge platycephala* GRAVENH. (*Zool. Anz.*, Bd. II, p. 451.)
1879. 2. BEDRIAGA (J. von). — Beiträge zur Kenntniss des Rippenmolches. (*Bull. Soc. imp. Nat. Moscou*, vol. I, p. 179.)
1882. BEDRIAGA (J. von). — Ueber *Megapterna montana* SAVI. (*Zool. Anz.*, Bd. V, p. 45.)
1883. BEDRIAGA (J. von). — Beiträge zur Kenntniss der Amphibien und Reptilien der Fauna von Corsika. (*Arch. f. Naturgeschichte*, Jahrg. XLIX, Bd. I, p. 124.)
1891. BEDRIAGA (J. von). — Mittheilungen über die Larven der Molche. (*Zool. Anz.*, Bd. XIV.)
1895. 1. BEDRIAGA (J. von). — Mittheilungen über die Larven der Molche. (*Zool. Anz.*, Bd. XVIII.)
1895. 2. BEDRIAGA (J. von). — On the pyrenean Newt *Molge aspera* DUGÈS. (*Proc. Zool. Soc. London*, année 1895, p. 150.)
- 1896-97. BEDRIAGA (J. von). — Lurchfauna Europa's, Schwanzlurche, *Urodela*. (*Bull. Soc. imp. Nat. Moscou*, année 1896, t. X, p. 187.)
1894. BELLOC (E.). — Nouvelles explorations lacustres dans les Pyrénées-Orientales, dans la Haute-Garonne, dans les Hautes-Pyrénées et sur le versant espagnol. (*Ass. franc. Avanc. Sc.*, Caen 1894, Séance du 13 août.)

1895. BELLOC (E.). — Recherches orographiques et lacustres dans les Pyrénées centrales. (*Annuaire Club alpin français*, 21^e année, 1894, p. 424.)
1896. BELLOC (E.). — Les sources de la Garonne. (*Annuaire Club alpin français*, 23^e année, p. 227.)
1868. BERT (P.). — Ablation chez un Axolotl des branchies et des poumons. (*C. R. Soc. Biologie*, Paris, série 4, vol. V, p. 20.)
1898. BETHGE (E.). — Das Blutgefäßsystem von *Salamandra*, *Triton* und *Spelerpes* mit Betrachtungen über den Ort der Athmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*. (*Zeitsch. wiss. Zool.*, Bd. LXIII, p. 680, Taf. XLII-XLIII.)
1864. BETTA (DE). — Note al Prospetto sistematico degli Anfibi europei in Monografia degli Anfibi urodéli italiani. (*Memorie dell' I. R. Istituto veneto di Scienze*, vol. XI, part. III, p. 563.)
1896. BETTENCOURT-FERREIRA (J.). — Reptis e Batrachios do Norte de Portugal a Hespanha. (*Jour. Sci. Lisb.*, 2, t. IV, p. 33.)
1881. BLANCHARD (R.). — Sur les glandes cloacales et pelviennes des Batraciens Urodèles. (*Zool. Anz.*, Bd. IV, pp. 9 et 34.)
1839. BONAPARTE. — Iconografia della fauna italica. (Vol. II, fasc. XXVI, Roma.)
1877. BOSCA (E.). — Catalogo de los Reptiles y anfibios observados en España Portugal e Islas Baleares. (*Anal. Soc. esp. Hist. nat.*, t. VI.)
1881. BOSCA (E.). — Correcciones y adiciones al Catalogo de los Reptiles y Anfibios de España, Portugal y los Islas Baléares. (*Anal. Soc. esp. Hist. nat.*, t. X, p. 89.)
1878. BOULENGER (G.-A.). — Quelques mots sur les Euproctes. (*Bull. Soc. zool. France*, t. III, p. 304. [Cf. SCHREIBER, 1878.]
1882. BOULENGER (G.-A.). — Catalogue of the *Batrachia gradientia seu caudata* in the collection of the British Museum, London.
1892. BOULENGER (G.-A.). — Fecundation in the tailed Batrachians; a summary Review of recent discoveries. (*Morph. J. B., Syst.*, Bd. VI, p. 447.)
- 1897-98. BOULENGER (G.-A.). — The tailless Batrachians of Europe. (London, *Ray Soc.*, parts I, II.)
1910. BOULENGER (G.-A.). — Les Batraciens et principalement ceux d'Europe. (*Encyclopédie scientifique*, publiée sous la direction du D^r TOULOUSE. Paris, O. Doin.)
1917. BOULENGER (G.-A.). — Les Batraciens Urodèles rapportés au genre *Euproctus*, leurs rapports éthologiques et phylogéniques. (*C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 164, pp. 709-712 et 801-805.)
1920. BOULENGER (G.-A.). — Discours à la XXVII^e Assemblée générale de la Société zoologique de France. (*Bull. Soc. zool. France*, t. XLV, p. 58.)

1901. BRUNER (H.-L.). — The smooth facial muscles of *Anura* and *Salamandrina*, a contribution to the Anatomie and Physiologie of the respiratory mechanism of the Amphibians. (*Morphol. Jahrb.* Bd. XXIX, p. 317.)
1883. CALMELS (M.-G.). — Etude histologique des glandes à venin du Crapaud et recherches sur les modifications apportées à leur évolution normale par l'excitation électrique de l'animal. (*Arch. Anat. norm. et pathol.*, vol. I, p. 321.)
1881. CAMERANO (L.). — Ueber der italienischen *Euproctus*-Arten. (*Zool. Anz.*, Bd. IV, p. 183.)
1894. CAMERANO (L.). — Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. (*Atti. della R. Accad. Sci. di Torino*, t. XXIX (1893-1894), p. 705.)
1896. CAMERANO (L.). — Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni e intorno alla respirazione degli Anfibi Urodeli. (*Atti. della R. Accad. Sci. di Torino*, t. XXXI (1895-1896), p. 368.)
1899. CHIARUGI (G.). — *Receptaculum seminis* de *Salamandrina perspicillata*. (*Rend. Acad. medico-fis. Fiorentina*; settimana med., S. 2, anno I, n° 12, f. 142.)
1894. CLEMENS (P.). — Die äusseren Kiemen der Wirbelthiere. (*Anat. Hefte*; Arb. V, Heft I, 107 p., pl. IX-XII.)
1911. CUENOT. — La Genèse des espèces animales. (Paris, Alcan.)
1908. D'AMICO (A.). — Contributo alla conoscenza morfologica ed istologica della cloaca e del *receptaculum seminis* di *Euproctus Rusconii* GENÉ. (*Biologica*, t. II, n° 8, pp. 1-12, I tav. Torino.)
1897. DAUEN (J.). — Ueber eine rudimentäre Drüse bei weiblichen Tritonen. (*Morph. Arb.*, Bd. VII, Heft 2, p. 366.)
1909. DEHAUT (G.-E.). — Note sur l'*Euproctus montanus*, Urodèle caractéristique de la faune corse. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 67, p. 413.)
1910. DEHAUT (G.-E.). — Les venins des Batraciens et les Batraciens venimeux. Etude de zoologie médicale. (Paris, Steinheil.)
1911. DEHAUT (G.-E.). — Sur le cœur de deux Urodèles apneumones appartenant au genre *Euproctus*. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 70, p. 271.)
1911. DEHAUT (G.-E.). — Etudes zoologiques sur les Batraciens de la Corse et de la Sardaigne, suivies de considérations anatomo-physiologiques sur la reproduction et la circulation chez les Salamandridés apneumones. (*Matériaux pour la Zoologie et la Paléontologie de la Corse*, fasc. 2, Paris, Steinheil.)
1920. DEHAUT (G.-E.). — Contributions à l'étude de la Vie vertébrée insulaire dans la région méditerranéenne occidentale et particulièrement en Sardaigne et en Corse. (Paris, Paul Lechevalier.)

1914. 1. DESPAX (R.). — Sur la présence d'un Crustacé Phyllopode : *Chirocephalus stagnalis* SHAW dans les Pyrénées, à une altitude élevée. (*Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, t. XLVI, p. 113.)
1914. 2. DESPAX (R.). — Note sur la vascularisation de la peau chez l'Euprocte des Pyrénées, *Triton*, (*Euproctus*) *asper* DUGÈS. (*Bull. Soc. zool. France*, t. XXXIX, p. 215, 2 fig.)
1921. 1. DESPAX (R.). — Contribution à l'étude de la faune pyrénéenne : le Triton palmé dans les Pyrénées. (*Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, t. XLVIII, pp. 47-55.)
1921. 2. DESPAX (R.). — Note sur la peau et les glandes cutanées du Triton de Hagenmüller, *Triton* (*Pleurodeles*) *Hagenmülleri* LATASTE. (*Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, t. XLVIII, pp. 56-61, 1 fig.)
1921. 3. DESPAX (R.). — Note au sujet des glandes « rudimentaires » du cloaque des Tritons femelles. (*Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, t. XLIX, pp. 196-200, 1 pl.)
1852. DUGÈS. — Recherches zoologiques sur les Urodèles de France. (*Ann. Sc. Nat.*, S. 3, Zool., t. XVII.)
1841. DUMERIL et BIRON. — Erpétologie générale; t. VIII (Paris, Roret.)
1854. DUMERIL (A. et A.-M.-C.). — Erpétologie générale; t. IX (Paris.)
1851. DUVERNOY. — Fragments sur les organes génito-urinaires des Reptiles et leurs produits; troisième fragment. (*Mém. prés. par des Sav. étr. à l'Acad. Sc. de l'Institut de France*, t. XI, p. 17.)
1824. EDWARDS (W.-F.). — Influence des agents physiques sur la vie. (Paris, Crochard.)
1857. EDWARDS (H.-M.). — Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'Homme et des Animaux, t. I. (Paris, Masson.)
1729. FAY (DU). — Observations physiques et anatomiques sur plusieurs espèces de Salamandres qui se trouvent aux environs de Paris. (*Mémoires de l'Acad. roy. des Sciences*, Paris, p. 135.)
1920. FEJERVARY (G.-J.). — Quelques observations nouvelles sur la *Lacerta muralis* LAUR. var. *insulanica* BEDR., en considération spéciale du problème tyrrhénien. (*Bull. Soc. vaudoise Sci. nat.*, t. LIII, p. 373.)
1862. FILIPPO DE FILIPPI. — Sulla larva del *Triton alpestris*. (*Arch. per la Zool., l'Anat. et la Fisiologia*. Genova, t. I., p. 206.)
1841. FINGER (J.-H.). — De Tritonum genitalibus eorumque functione. (*Diss. Marburg*), [sec. v. SIEBOLD, 1858.]
1843. FITZINGER. — Systema Reptilium. Fasc. I., Vindobonae.
1883. FORSYTH-MAJOR. — Die Tyrrhenis. (*Kosmos*, Bd. XIII, p. 106.)
- 1883-85. FORSYTH-MAJOR. — Ancora la Thyrrhenis. (*Atti. Soc. toscana Sci. nat.*, vol. IV, p. 20.)
1913. FUHRMANN (O.). — Die Atmungsorgane von *Typhlonectes*. (*Zool. Anz.*, n° 5, p. 233.)

1880. GASCO (F.). — Gli amori del Tritone alpestre. (*Ann. Mus. civico di Storia Naturale di Genova*, vol. XVI, p. 1.)
1880. GASCO (F.). — Intorno alla storia dello sviluppo del Tritone alpestre (*Triton alpestris* LAUR.). (*Ann. Mus. civico di Storia naturale di Genova*, vol. XVI, p. 83.)
1901. GAUPP (E.). — Ecker's und Wiedersheim's Anatomie des Frosches. (Braunschweig, F. Vieweg.)
1839. GENÉ. — Synopsis Reptilium Sardiniae indigenorum. (*Mem. della R. Acad. Sc. Torino*; série 2, t. I, fasc. XXVI.)
1878. GIGLOLI. — Nota sulle specie italiane del genere *Euproctus*. (*Ann. Mus. civico di Storia nat. di Genova*, vol. XIII, p. 599.)
1903. GOGGIO (E.). — Sulla respirazione bocca-faringea nelle *Spelerpes fuscus* e nella *Salamandrina perspicillata* (*Atti Soc. tosc. Sci. nat. Processi verbali*, t. XIII, p. 100.)
1908. GOGORZA Y GONZALÈS. — Las glandulas cutaneas del Gallipato (*Pleurodeles Waltlii* MICH.), (*Assoc. española para el progreso de las Ciencias*; Sesion del 23 octubre de 1908.)
1909. GOGORZA Y GONZALÈS. — Estudio anatomico de la piel del Gallipato (*Pleurodeles Waltlii* MICH.). (*Mem. de la R. Soc. española de Historia natural*, t. VI, mem. 3a.)
1851. GRATIOLET et CLOEZ. — Note sur les propriétés vénéneuses de l'humeur lactescente que sécrètent les pustules cutanées de la Salamandre et du Crapaud commun. (*C. R. Ac. Sci.*, Paris, t. XXXII, p. 592.)
1829. GRAVENHORST. — Delic. Mus. Zool. Vratisl. (t. I, p. 84.) [*sec. BEDRIAGA*, 1883.]
1850. GRAY. — Catalogue of the specimens of Amphibia in the collection of the British Museum. (London.)
1890. HEIDENHAIN (M.). — Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. (*Arch. mikro. Anat.*, Bd. XXXV, p. 173; Taf. X-XIII.)
1893. HEIDENHAIN (M.). — Die Hautdrüsen der Amphibien. (*Sitzungsbericht. Physik. Med. Gesells. Würzburg*; Jahrg. 1893, p. 52.)
1896. HERTWIG (O.). — Ueber den Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Entwicklung der Froscheier. (*Zitz. Berlin Akad.*, Jahrg. 1896, p. 105.)
1877. HOPPE-SEYLER. — Biologische Chemie. (Berlin.)
1850. HUBBARD. — On the resuscitation of frozen Fish. (*Silliman's american Journal*, t. X, p. 132.) [*sec. AUDIGÉ*, 1912.]
1921. JAMMES (L.). — Capture du Triton pyrénéen, *Molge aspera* DUGÈS, au Lac d'Orédon. (*Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, t. XLVIII, p. 273.)
1873. JEANBERNAT. — Présentation et description d'*Euproctus Rusconi* GENÉ. (*Bull. Soc. Sci. phys. et nat. Toulouse*, t. I, p. 237.)
1874. JEANBERNAT. — Les lacs des Pyrénées. (*Bull. Soc. Sci. phys. et nat. Toulouse*, t. II, p. 272.)

1891. JORDAN (E.-O.). — The spermatophores of *Diemyctylus*. (*Journ. of Morphol.*, t. V, p. 263.)
1893. JORDAN (E.-O.). — The habits and developement of the Newt (*Diemyctylus viridescens*). (*Journ. of Morphol.*, t. VIII, p. 269.)
1898. JOSEPH (H.). — Einige Bemerkungen zu F. Maurer's Abhandlungen « Blutgefässe im Epithel ». (*Arch. mikr. Anat.*, Bd. LII, p. 167, 1 Taf., 1 fig.)
1904. KAMMERER (P.). — Beitrag zur Erkenntniss der Verwandtschafts verhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*. (*Arch. f. Entwicklungsmech.*, Bd. XVII, p. 1.)
1891. KNAUTHE (K.). — Meine Erfahrungen über das Verhalten von Amphibien und Fischen gegenüber der Kälte. (*Zool. Anz. Jahrg. XIV*, p. 104-106 et 109-115.) [Voir MÜLLER-ERZBACH, 1891.]
1900. LACOSTE (M.-A.) et P. VERDUN. — Exploration de la région des lacs du Pic-du-Midi (Massif du Néouvielle). (*Annuaire Club alpin français*, année 27, p. 244.)
1901. LACOSTE (M.-A.) et P. VERDUN. — Exploration de la régions des lacs du Pic des Quatre-Termes et de celle des lacs du Néouvielle. (*Ann. Club alp. franç.*, année 28, p. 177.)
1888. LAHILLE (F.). — Les Batraciens de Toulouse et des environs. (*Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, t. XXII, C. R. Séances, p. LXVI.)
1873. LANGERHANS. — Ueber die Haut der Larven von *Salamandra maculosa*. (*Arch. mikro. Anat.*, Bd. IX, p. 745.)
1910. LAPICQUE et PETETIN. — Sur la respiration d'un Batracien Urodèle sans poumons (*Euproctus montanus*). (*C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 69, pp. 84-86.)
1878. 1 LATASTE (F.). — Les organes génitaux externes et l'accouplement des Batraciens Urodèles, à propos d'une note du Dr V. BEDRIAGA sur ce sujet. (*Rev. intern. Sci.*, t. I, p. 209.)
1878. 2 LATASTE (F.). — L'accouplement chez les Batraciens Urodèles. (*Rev. intern. Sci.*, t. II, p. 496.)
1878. 3 LATASTE (F.). — Liste des Batraciens Anoures et Urodèles de France. (*Rev. intern. Sci.*, t. II, p. 493.)
1881. LATASTE (F.). — Encore sur la fécondation chez les Batraciens Urodèles. (*Rev. intern. Sci.*, t. VII, p. 158.)
1768. LAURENTI. — Synopsis Reptilium. (Vienne.)
1881. LESSONA. — Contributo alla studio della pelle degli Urodeli (*Salamandrina*, *Euproctus* e *Spelerpes*). (*Mem. Acc. Sci. Torino*, serie 2, t. XXXIV, p. 125.)
1853. LEYDIG. — Anatomische und histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. (Berlin.)
1873. LEYDIG. — Ueber die äussern Bedeckungen der Amphibien und Reptilien. (*Arch. f. mikro. Anat.*, Bd. IX, p. 753.)
1876. 1 LEYDIG. — Ueber die allgemeine Bedeckungen der Amphibien. (*Arch. f. mikro. Anat.*, Bd. XII, p. 119.)

1876. 2 LEYDIG. — Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. (*Morphol. Jahrb.*, Bd. II, p. 287, Taf. XVIII-XXI.)
1879. LEYDIG. — Die Rippenstacheln des *Pleurodeles Waltlii*. (*Arch. f. Naturg.*, Bd. XLV, p. 211.)
1898. LEYDIG. — Vascularisirtes Epithel. (*Arch. f. mikro. Anat.*, Bd. LII, p. 153.)
1758. LINNE. — Systema Naturae. (Ed. 10.)
1908. LOEB (J.). — La Dynamique des phénomènes de la Vie; traduction DAUDIN et SCHAEFFER. (Paris, Alcan.)
1896. LÖNNBERG (E.). — Notes on tailed Batrachians without lungs. (*Zool. Anz.*, Bd. XIX, p. 32.)
1899. LÖNNBERG (E.). — Salamanders with or without lungs. (*Zool. Anz.*, Bd. XXII, p. 545.)
1917. MALUQUER I NICOLAU (J.). — Junta de Ciències naturals, Anuari II, segona part: seccio herpetologica del Museu. (Barcelona.)
1908. MARA (E.). — Sulla cloaca e ghiandole annesses del maschio di *Euproctus Rusconi* GENÉ. (*Biologica*, t. II, 17 p., 1 pl., Torino.)
1894. MARCACCI (A.). — L'asfissia negli animali a sangue freddo. (*Atti Soc. tosc. Sci. nat., Memorie*, t. XIII, p. 322.)
1856. MARTIN SAINT-ANGE. — Etude de l'appareil reproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés. (*Mém. prés. par divers Sav. étrangers à l'Acad. Sci. Inst. imp. de France*, t. XIV, p. 1.)
1897. MAURER. — Blutgefässe im Epithel. (*Morph. Jahrb.*, Bd. XXV, p. 190, Taf. XI.)
1898. MAURER. — Die Vascularisirung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. (*Morph. Jahrb.*, Bd. XXVI, p. 370.)
1820. MERREM. — Tentamen systematis Amphibiorum. (Marburg.)
1909. MOREL et BASSAL. — Sur un procédé de coloration en masse par l'hématoxyline. (*Journ. Anat. et Physiol.*, t. XLV, p. 632.)
1893. MÜHLEN (A. v. ZUR.). — Untersuchungen über den Urogenitalapparat der Urodelen. (*Inaug. Dissert. Med.*, Jurjew, [Dorpat].)
1891. MÜLLER-ERZBACH (W.). — Die Widerstandsfähigkeit des Frosches gegen das Einfrieren. (*Zool. Anz.*, Jahrg. XIV, p. 383.)
1916. NESTEROV. — *Rhithrotriton Derjugini* (Ann. Mus. zool. Acad. Petrograd, t. XXI, p. 1, pl. I-II.) [Sec. BOULENGER, 1917.]
1893. NICOGLU. — Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. LVI, p. 408.)
1908. NIRENSTEIN (E.). — Ueber den Ursprung und die Entwicklung der Giftdrüsen von *Salamandra maculosa* nebst einem Beitrage zur Morphologie des Sekretes. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXII, p. 47, 3 Taf.)
1904. OPPEL (A.). — Lehrbuch der vergleichenden mikroskopische Anatomie der Wirbelthiere. Bd. IV. (Iena, Fischer.)

1895. PACHECO (H.). — Datos para la fauna de Estremadura central. *Actas Soc. españ. Hist. nat.*, t. XXIV, p. 62.)
1900. PHISALIX (M^{me} M.). — Recherches embryologiques, histologiques et physiologiques sur les glandes à venin de la Salamandre terrestre. (*Thèse Médec.*, Paris, Schleicher.)
1922. PHISALIX (M^{me} M.). — Les animaux venimeux. (Paris, Masson, 2 vol.)
1922. PICARD (F.). — Contribution à l'étude des parasites de *Pieris Brassicae*. (*Bull. biol. France-Belgique*, t. LVI, fasc. 1.)
1824. PRÉVOT et DUMAS. — Observations relatives à l'appareil générateur des animaux mâles. (*Ann. Sc. nat.*, t. I, p. 281, pl. XX, fig. 4.)
1914. RABAUD (E.). — Ethologie et comportement de diverses larves endophytes, II, *Myelois cribrella*. (*Bull. Sci. France-Belgique*, série 7, t. XLVIII, p. 81.)
1919. RABAUD (E.). — La lumière et le comportement des organismes. (*Bull. biol. France-Belgique*, t. LII, [1918], p. 325.)
1821. RAMON. — Lettre à de Humbolt. [Voir JEANBERNAT, 1874.]
1819. RAFINESQUE. — Annals of nature [*sec.* BOULENGER, 1882.]
1820. RATHKE. — Ueber die Urodelen. (*Neuesten Schrift. der Naturforsch. Gesellsch. in Danzig*, Bd. I, Heft. 1, p. 78.) [*sec.* v. SIEBOLD, 1858.]
1874. ROBIN. — Observations sur la fécondation des Urodèles. (*Journ. Anat. et Physiol.*, t. X, p. 376.)
1856. ROSENHAUER. — Die Thiere Andalusiens. (Erlangen.)
1909. ROULE (L.). — Sur les Amphibiens du genre *Euproctus* GENÉ. (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, t. CXLIX, p. 1092.)
1910. ROULE (L.). — Sur la structure des protubérances épidermiques de certains Amphibiens Urodèles et sur leurs affinités avec les poils. (*C. R. Acad. Sci.*, Paris, t. CL, p. 121.)
- 1887-93. SARASIN (F. et P.). — Die letzten Endigungen der Blutkapillaren in den Intercellularräumen der Epidermis. (*Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon.*) [*sec.* BETHGE, 1898.]
1838. SAVI. — Descrizione della *Salamandra corsica* e della *Megapterna montana*, nuovi animali della famiglia dei Batrachii. (*Nuovo giornale dei Letterati*, t. XXXVII, n° 102, p. 208, Pisa.)
1875. SCHREIBER. — Herpetologia europoea. (Braunschweig), 1912, 2^e édit.)
1878. SCHREIBER. — Lettre à BOULENGER. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. III, p. 308.) [Voir BOULENGER, 1878.]
1867. SCHULZE (E.). — Epithel und Drüsenzellen. (*Arch. f. mikro. Anat.*, Bd. III, p. 145, Taf. VI-XII.)
1869. SCHULZE (E.). — Ueber Cuticularbildungen und Verhornungen von Epithelzellen bei Wirbelthiere. (*Arch. f. mikro. Anat.*, Bd. V, p. 295, Taf. XVII-XVIII.)

1891. SEEK (O.). — Ueber die Hautdrüsen einiger Amphibien. (*Inaug. Dissert.*, Dorpat.) (*Sec. NIRENSTEIN*, 1908.)
1906. SEELYE (A.-B.). — Circulatory and respiratory systems of *Desmognathus fusca*. (*Proc. Soc. Nat. Hist.*, Boston, Mass., t. XXXII, p. 335.)
1807. SÉNEBIER (J.). — Rapports de l'air avec les êtres organisés ou Traités de l'action du poumon et de la peau des animaux sur l'air, comme celles des plantes sur ce fluide [Tirés des journaux d'observations et d'expériences de LAZARE SPALLANZANI avec quelques mémoires de l'éditeur sur ces matières.] (Genève, Paschoud.)
1894. SEQUEIRA (E.). — Liste des Amphibiens et Reptiles du Portugal. (*C. R. Assoc. franç. Avancem. Sci.*, t. XXII, p. 611.)
1858. SIEBOLD (C.-T. von). — Ueber das *Receptaculum seminis* der weiblichen Urodelen. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. IX, p. 463.)
1785. SPALLANZANI. — Expériences pour servir à l'Histoire de la génération des animaux et des plantes. (Trad. SÉNEBIER, Genève.)
1907. STEJNEGER (L.). — Herpetology of Japan and adjacent territory. (*Smithson. Inst., U. S. national Museum*, Bull. 58.)
1891. STIEDA (A.). — Ueber die Kloake und das *Receptaculum seminis* der weiblichen Tritonen. (*Inaug. Dissert. Med.*, Königsberg.)
1870. STRAUCH. — Revision der Salamandriden Gattungen. (*Mem. Acad. imp. Sci. Saint-Petersburg*, série 7, t. XVI, n° 4.)
1879. TOURNEVILLE (A.). — Description d'une nouvelle espèce de Batracien Urodèle d'Espagne. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. IV, p. 69.)
1895. VAILLANT (L.). — Sur quelques individus types d'espèces critiques du genre *Triton* appartenant aux collections du Museum. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. XX, p. 145.)
1896. VIEIRA (L.). — Catalogo dos Reptis e Amphibios do Continente de Portugal. (*Ann. Sci. nat. Porto*, t. III, pp. 150-156-185; t. IV, p. 1.)
1910. WEIS (G.). — Précis de physique biologique. (Paris.)
1875. WIEDERSHEIM (R.). — Bemerkungen zur Anatomie des *Euproctus Rusconii* (*Triton platycephalus*), erster Beitrag zur Inselfauna des Mittelmeers. (*Ann. del Mus. civico di Genova*, vol. VII, p. 545, Tav. XX.)
1894. WILDER (H.). — Lungelosen Salamandriden. (*Anat. Anz.*, Bd. IX, p. 216.)
1896. WILDER (H.). — Lungless Salamanders, second paper. (*Anat. Anz.*, Bd. XII, p. 182.)
1901. WILDER (H.). — The pharyngo-œsophagal lung of *Desmognathus*. (*Amer. Natural.*, t. XXXV, p. 183.)
1907. WINTREBERT (P.). — Essai sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens. (*C. R. Assoc. franç. avancem. Sci.*, Congrès de Reims, séance du 5 août 1907.)

1900. WOLTERSTOFF (W.). — Révision des espèces du genre *Euproctus* GENÉ, suivi d'un aperçu des Urodèles de la région paléarctique. (*Feuille des J. Nat.*, t. XXXI, pp. 33-38 et 73-81, 1 pl.)
1902. WOLTERSTORFF (W.). — Die Tritonen der Gattung *Euproctus* GENÉ, und ihr Gefangenleben, nebst ein überblik der Urodelen der paläartischen Region. (Stuttgart, Nägele.)
1903. WOLTERSTORFF (W.). — Zur Synonymier der Gattung *Triton* von *Triton (Pleurodeles) Waltlii* und *Triton (Euproctus) Rusconii*. (*Zool. Anz.*, t. XXVI, p. 277.)
1903. WOLTERSTORFF (W.). — Zur Synonymier der Gattung *Triton* LAUR. [non L.] (*Zool. Anz.*, t. XXVI, p. 276.)
1890. ZELLER (E.). — Ueber die Befruchtung bei den Urodelen. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XLIV, p. 582.)
1902. ZIEGLER (H.-E.). — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbelthiere. (Iena, Fischer.)
-

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Euproctus asper, mâle.

Coupes transversales du mamelon cloacal.

- I. — Région cloacale antérieure. (Cette coupe s'intercale entre les coupes des figures 5 et 6 du texte.) — *a*. Glandes adominales; *b*. glandes du bassin; les tubules de ces glandes sont réunis en deux lobes antérieurs, symétriques de part et d'autre du canal cloacal (*k*); *c*. glandes vestibulaires; *c'*. leurs canaux excréteurs; *p*. portion antérieure libre du pseudo-pénis; *s*. débouché des canaux uro-séminaux sur deux papilles proéminant au fond des diverticules dorsaux du canal cloacal; *r*. reins; *v*. cul-de-sac antérieur de la cavité vestibulaire; *x*. ganglion dorsale masculinum de HEIDENHAIN [$\times 20$].
- II. — Région cloacale moyenne. (Cette coupe s'intercale entre les coupes des figures 8 et 9 du texte.) — La coupe passe immédiatement en arrière du pédicule du pseudo-pénis, au débouché du canal cloacal dans la cavité vestibulaire. — *b'*. Canaux excréteurs des glandes du bassin débouchant dans la gouttière ciliée (*g*) faisant suite au canal cloacal; *o*. fente cloacale; *p*. portion postérieure libre du pseudo-pénis; *v*. cavité vestibulaire. Les autres lettres ont la même signification que dans la figure précédente [$\times 20$].

PLANCHE II

Euproctus montanus, mâle.

Coupes transversales du mamelon cloacal.

- III. — Région cloacale antérieure. (Cette coupe passe à peu de distance en arrière de la coupe figure 17 du texte.) — *b*. Glandes du bassin; *b'* tubules glandulaires du lobe ventral des glandes du bassin; *e*. iléon; *k*. canal cloacal, dans sa portion dorsale débouchent, sur deux papilles, les canaux uro-séminaux (*s*); *r*. reins [$\times 20$].
- IV. — Région cloacale moyenne, portion postérieure. — *b*. Tubules glandulaires du lobe postérieur des glandes du bassin; *c*. glandes vestibulaires; *c'*. canaux excréteurs des glandes vestibulaires, traversant le massif musculo-conjonctif du mamelon pour déboucher ventralement dans la cavité vestibulaire (*v*.); *g*. gouttière inférieure du pseudo-pénis (*p*) faisant suite au canal cloacal [$\times 20$].

PLANCHE III

Euproctus asper, femelle.

Coupes transversales du cloaque et des parties avoisinantes.

- V. — Cloaque antérieur. — Le cloaque entouré de sa paroi propre est flanqué des masses musculaires de la portion postérieure du tronc; la partie ventrale, antérieure du mamelon est supprimée. — *cd*. Portion dorsale de la cavité cloacale; *cv*. portion ventrale; *fl*. faisceau latéral de fibres musculaires lisses longitudinales de la paroi du cloaque; *g*. glandes accessoires; *o*. débouché des oviductes sur les papilles (*p*); *r*. reins, partie postérieure; *rm*. repli médian dorsal de la muqueuse cloacale [$\times 20$].

- VI. — Région d'union du cloaque antérieur et du cloaque moyen. — *cl.* Cavité du cloaque moyen; *d.* culs-de-sac dorso-latéraux du cloaque antérieur; *m.* portion du massif musculo-conjonctif du mamelon; les autres lettres ont la même signification que dans la figure précédente [$\times 20$].

PLANCHE IV

Euproctus asper, femelle.

Coupes transversales du cloaque et des parties avoisinantes.

- VII. — Cloaque moyen (portion antérieure). — *s.* Tubule du *receptaculum seminis*; les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes [$\times 20$].
- VIII. — Cloaque moyen (portion postérieure) et coupe de l'ensemble du mamelon cloacal presque tout entier constitué par le massif musculo-conjonctif (*m.*). — *fa.* Fibres musculaires lisses, dorsales, en arche de pont; les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes [$\times 20$].

PLANCHE V

Euproctus asper, femelle.

Coupes transversales du cloaque et des organes annexes.

- IX. — Cloaque postérieur et portion terminale du mamelon cloacal. — La coupe passe un peu en avant de l'ouverture cloacale. — *cl.* Cavité du cloaque postérieur; *p.* replis des téguments externes, formant couronne autour de l'ouverture cloacale, et auxquels font suite les replis du revêtement interne du cloaque postérieur [$\times 20$].
- X. — Coupes transversales de deux tubules des glandes accessoires; le tubule supérieur est à l'état fonctionnel. — *cs.* Cellules sécrétrices gonflées par le produit sécrété; *n.* noyaux de l'épithélium glandulaire; *nc.* noyau aplati de la tunique conjonctive [$\times 200$].
- XI. — Tubules des glandes accessoires, sous leur aspect le plus fréquent, identique à celui des glandes rudimentaires de Triton décrites par DAUEN. — *a.* Amas faiblement coloré (produit de sécrétion); *n.* noyau de l'épithélium glandulaire; *nc.* noyaux aplatis de la tunique conjonctive [$\times 200$].
- XII. — Coupe du *receptaculum seminis*. — La coupe montre deux tubules du *receptaculum*, entourés par les fibres du massif musculo-conjonctif et placés au voisinage de la paroi du cloaque moyen. — *cl.* Cavité cloacale; *m.* muqueuse cloacale; *s.* spermatozoïdes contenus dans les tubules du *receptaculum* [$\times 200$].

PLANCHE I

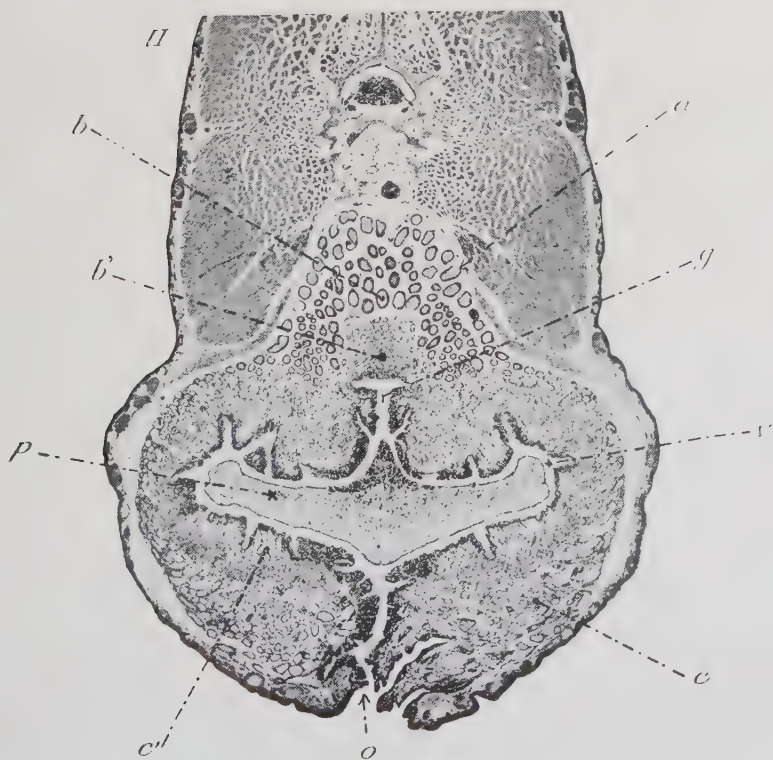


PLANCHE II

177

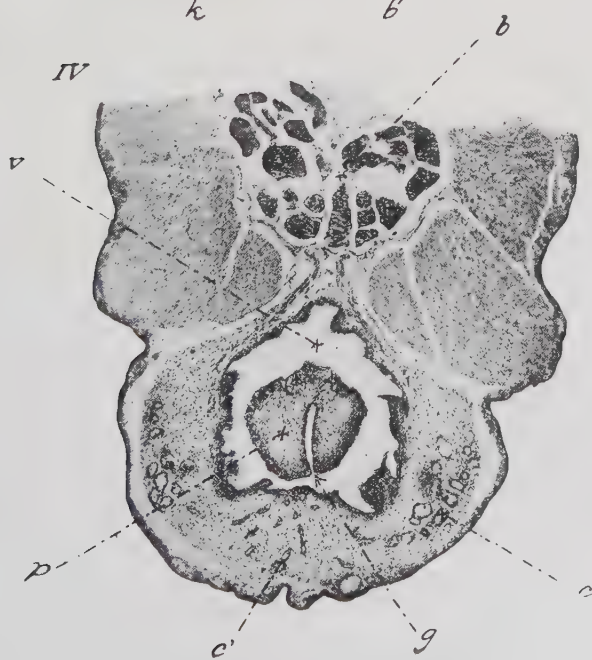


PLANCHE III

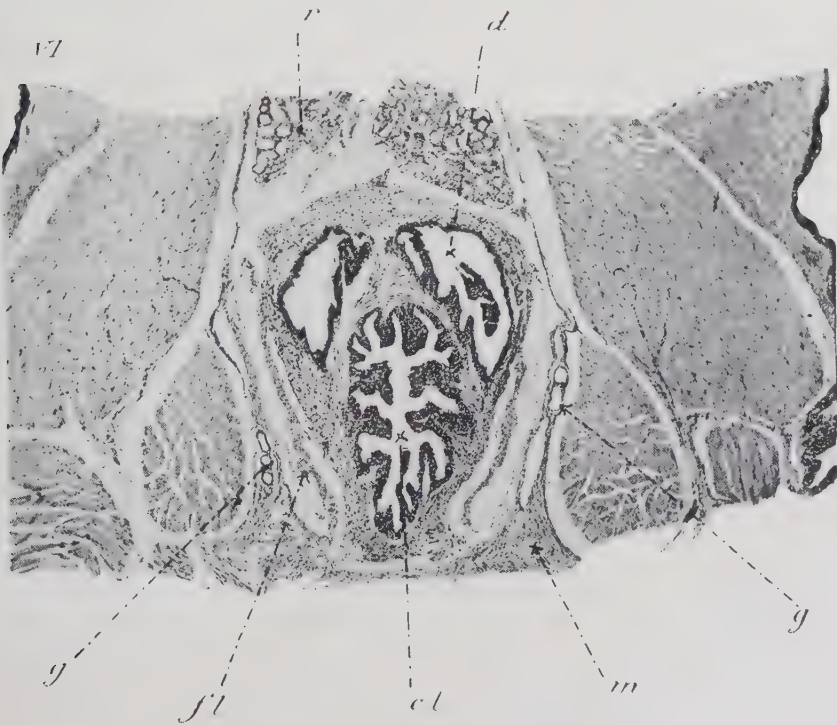
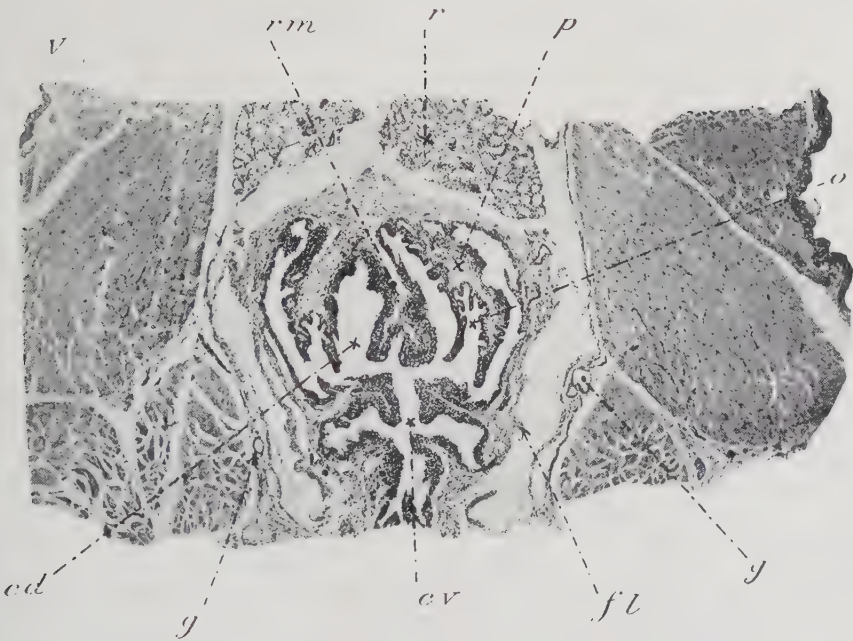


PLANCHE IV

VII



VIII

fa

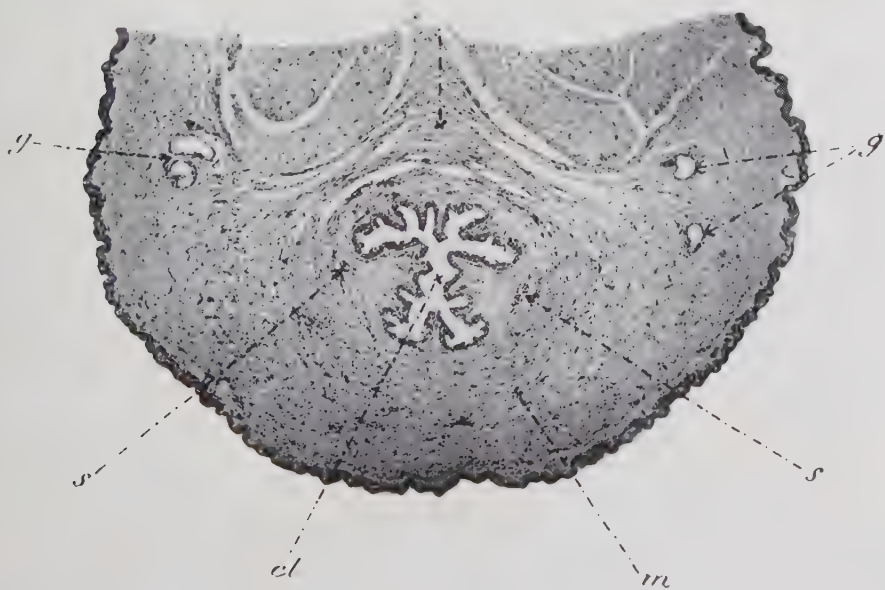
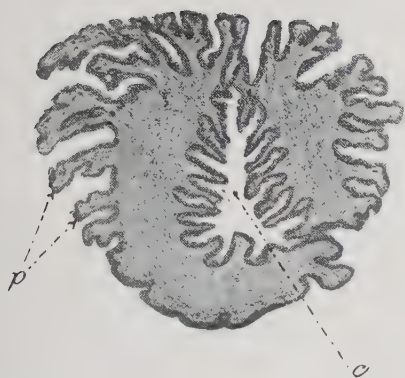
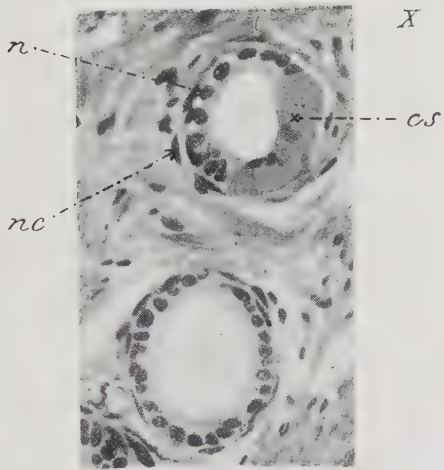


PLANCHE V

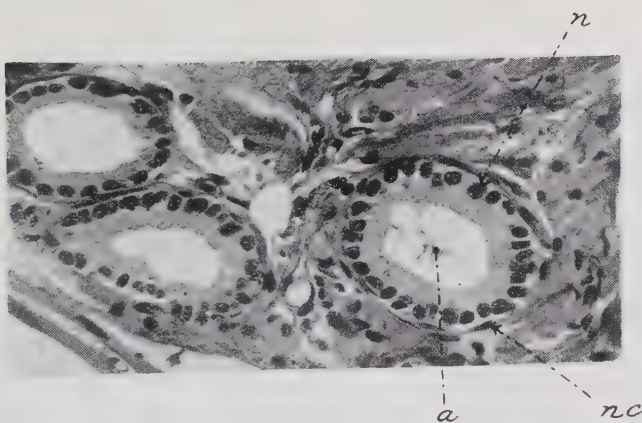
IX



X



XI



XII

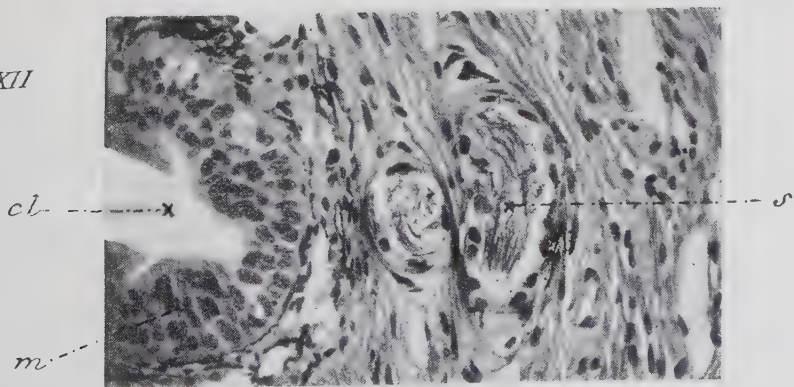


TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	Pages 1
Introduction	4
I. Questions de nomenclature (p. 4). — II. Synonymie des espèces d'Euproctes (p. 9). — III. Historique (p. 13). — IV. Plan du travail (p. 15).	
Première partie : Recherches géographiques	17
CHAPITRE PREMIER. — <i>Répartition géographique de l'Euprocte des Pyrénées</i>	
I. Localités où les auteurs ont signalé la présence de l'Euprocte (p. 18). — II. Localités où j'ai constaté moi-même la présence de l'Euprocte (p. 20). — III. Localités où mes recherches ne m'ont pas montré la présence de l'Euprocte (p. 23). — IV. Conclusions (p. 27).	
Deuxième partie : Recherches anatomiques et histologiques	30
CHAPITRE II. — <i>Etude de la région cloacale</i>	
I. Historique (p. 31). — II. Matériel et méthodes (p. 32). — III. Région cloacale des Tritons vrais (type <i>Triton palmatus</i> SCHN.) (p. 34). — IV. Région cloacale des Euproctes (p. 38). Région cloacale des mâles : <i>Euproctus asper</i> (p. 39); 1. canal cloacal (p. 41), 2. vestibule cloacal (p. 43), 3. cavité vestibulaire (p. 44), 4. parois du vestibule (p. 47), 5. revêtement interne de la cavité vestibulaire (p. 47), 6. pseudo-pénis (p. 49), 7. glandes annexes (p. 49); <i>Euproctus montanus</i> (p. 55); 1. canal cloacal (p. 58), 2. vestibule cloacal (p. 59), 3. constitution du mamelon cloacal (p. 59), 4. glandes annexes (p. 63); <i>Euproctus Rusconii</i> (p. 66). Région cloacale des femelles (p. 69) : <i>Euproctus asper</i> (p. 69); 1. constitution du mamelon cloacal (p. 73), 2. le tube cloacal et ses parois (p. 75), 3. organes annexes (p. 79); <i>Euproctus Rusconii</i> (p. 87). — V. Conclusions (p. 88).	
CHAPITRE III. — <i>Etude des téguments</i>	
I. Historique, plan du chapitre (p. 93). — II. Téguments d' <i>Euproctus asper</i> (p. 94) : a) aspect des téguments (p. 94); b) topographie histologique de la peau (p. 96); c) formations tégumentaires superficielles (p. 103); 1. protubérances épidermiques (p. 103), 2. grands tubercules cutanés (p. 105); d) formations tégumentaires profondes (p. 108), 1. massifs épithéliaux sous-épidermiques (p. 109), 2. glandes cutanées (p. 111); e) vascularisation des téguments (p. 112), 1. historique des travaux relatifs à la vascularisation de la peau et des muqueuses (p. 113), 2. disposition des vaisseaux cutanés superficiels chez <i>Euproctus asper</i> (p. 115). — III. Téguments d' <i>Euproctus montanus</i> (p. 121) : a) aspect des téguments (p. 121); b) histologie de la peau (p. 122), 1. animaux en livrée terrestre (p. 122), 2. animaux en livrée aquatique (p. 124). — IV. Téguments d' <i>Euproctus Rusconii</i> (p. 126) : 1. formations tégumentaires superficielles (p. 126), 2. formations tégumentaires profondes, vascularisation de la peau (p. 127). — V. Conclusions (p. 128).	

	Pages
Troisième partie : Recherches biologiques	132
CHAPITRE IV. — <i>Ethologie d'Euproctus asper à l'état adulte</i>	132
I. Historique, plan du chapitre (p. 132). — II. Habitat (p. 133) : 1. lac d'Oncet (p. 134), 2. vallée du Lys (p. 136), 3. torrent de Castelmouly (p. 137). — III. Comportement de l'animal dans le milieu naturel (p. 138). — IV. Régime alimen- taire (p. 139). — V. Caractères éthologiques de l'es- pèce (p. 140). — VI. Ethologie et localisation géographi- que (p. 145). — VII. Hibernation (p. 149). — VIII. Com- portement en période d'activité sexuelle (p. 155) : 1. épo- que de l'activité sexuelle (p. 155), 2. rapprochement des sexes (p. 156), 3. le spermatophore (p. 162), 4. pénétration des spermatozoïdes dans les voies génitales de la fe- melle (p. 163). — IX. La ponte (p. 164). — X. L'œuf (p. 168). — XI. Durée du développement embryonnaire (p. 169). — XII. Conclusions (p. 170).	
CHAPITRE V. — <i>Développement larvaire d'Euproctus asper; éthologie de la larve; cycle vital de l'espèce</i>	172
I. Historique, plan du chapitre (p. 172). — II. Développement des larves en captivité (p. 172) : 1. l'élevage (p. 172), 2. mar- che du développement (p. 174), 3. description des larves aux divers âges (p. 176). — III. Caractères distinctifs des larves (p. 186) : 1. forme et proportions des membres (p. 186), 2. structure des branchies (p. 188). — IV. Durée de la vie larvaire d' <i>Euproctus asper</i> dans les conditions naturelles de milieu (p. 194) : 1. époque de la métamorphose (p. 194), 2. habitat du jeune immature (p. 196), 3. prolongement anormal de la vie larvaire (p. 198). — V. Conclusions, déter- mination du cycle vital d' <i>Euproctus asper</i> (p. 199).	
CHAPITRE VI. — <i>Comportement respiratoire d'Euproctus asper</i>	203
I. Historique (p. 203). — II. Etat des organes respiratoi- res (p. 207). — III. Comportement respiratoire pendant la vie aquatique (p. 209) : a) comportement normal : 1. dans la nature (p. 210), 2. en captivité (p. 210); b) modifications du rythme respiratoire (p. 212); c) détermination expéri- mentale de l'importance relative des divers modes des respi- ration (p. 217) : 1. élimination de la fonction pulmo- naire (p. 218), 2. importance relative de la respiration cuta- née et de la respiration bucco-pharyngée (p. 221), 3. élimi- nation simultanée de la respiration pulmonaire et de la respiration bucco-pharyngée (p. 224). — IV. Comportement respiratoire pendant la vie terrestre (p. 225) : a) compor- tement normal (p. 225); b) expérimentation (p. 227). — V. Conclusions (p. 228).	
Résumé général et conclusions	232
Index bibliographique	245
Explication des planches	255

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o GÉOLOGIE. — La formation des lacs des Pyrénées françaises.

2^o BOTANIQUE. — La flore des lacs de haute altitude.

Vu et approuvé : Paris, le 13 mars 1923.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

M MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris.

P. APPELL.

